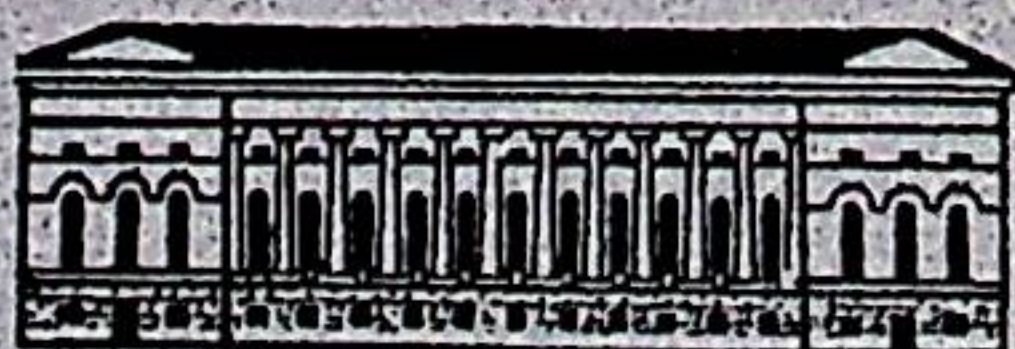
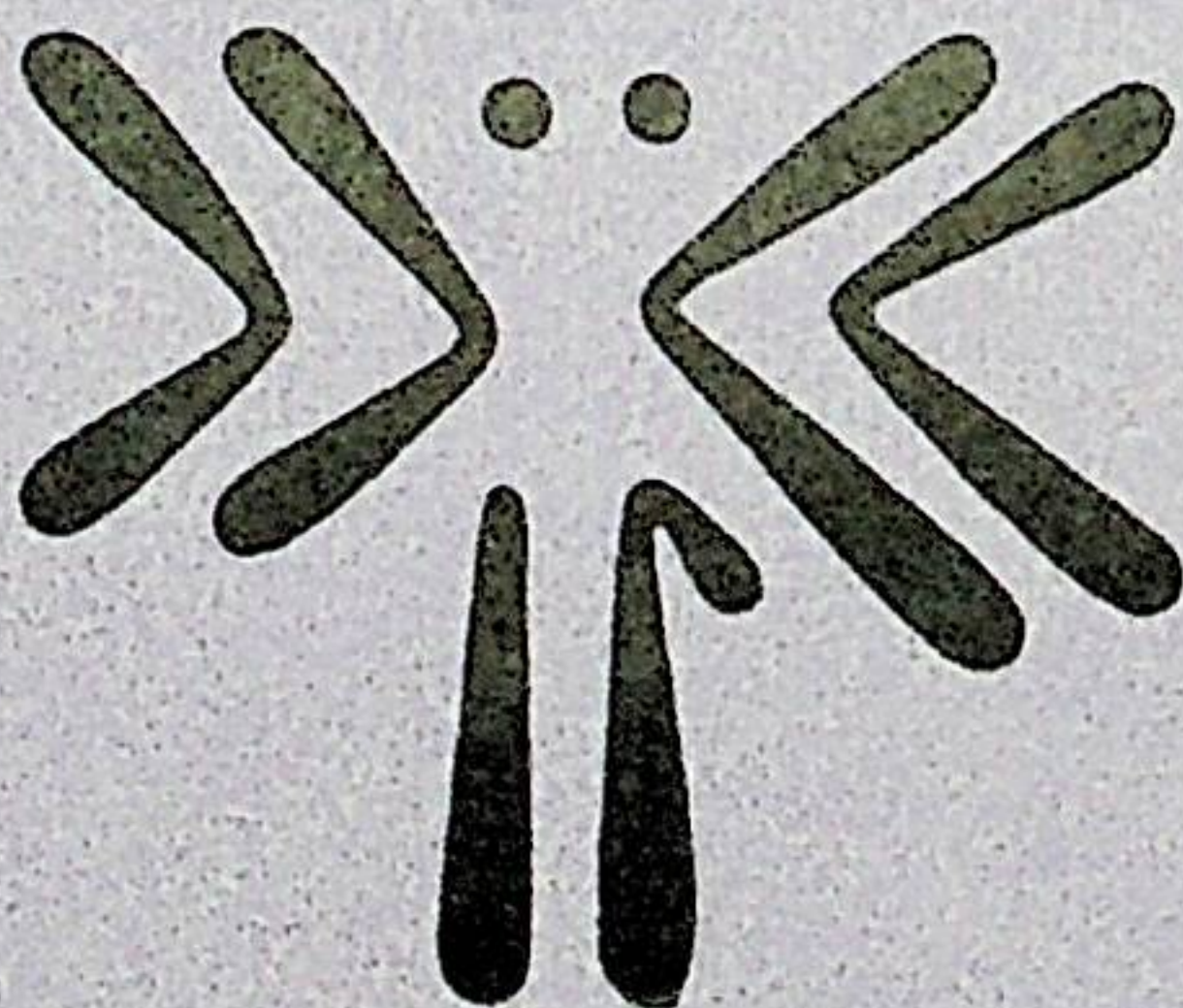


1-58  
95

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

НОВЫЕ ДАННЫЕ  
ПО  
КАРИОСИСТЕМАТИКЕ  
ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ





А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 95

НОВЫЕ ДАННЫЕ  
ПО  
КАРИОСИСТЕМАТИКЕ  
ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Сборник под редакцией Л. А. Чубаревой

ЛЕНИНГРАД

1980



ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 95

NEW DATA ON KARYOSYSTEMATICS OF DIPTERA

Главный редактор  
директор Зоологического института АН СССР  
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), Я. И. Старобогатов (зам. редактора),  
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, Л. А. Кутикова, В. А. Тряпцын

Введение

В настоящем сборнике продолжена публикация материалов симпозиума по кариосистематике беспозвоночных животных, организованного Зоологическим институтом АН СССР и проходившего в Ленинграде в ноябре 1976 г.

В нем представлены статьи по кариологии ряда двукрылых насекомых; большинство из них посвящено изучению кариофонда природных популяций широко распространенных и трудно диагностируемых видов рода *Chironomus*; другая часть статей содержит сведения по кариологии видов семейств Simuliidae, Cecidomyiidae, Chironomidae, а также данные кариологического анализа географически удаленных популяций *Anopheles messeae*.

В сборнике нашел отражение новый этап исследования политенных хромосом хирономид — приведены данные электронномикроскопического анализа дисков в хромосомах *Chironomus thummi*. Заслуживают внимания материалы обзорного характера, касающиеся функциональной организации политенных хромосом и обсуждаемые в связи с вопросами кариосистематики.

В конце сборника приведена статья методического характера, в которой даны подробные указания по приготовлению препаратов для кариологического анализа Diptera. Эти сведения могут служить руководством в работе начинающих кариологов.

В целом сборник содержит ценные новые материалы, представляющие большой интерес для генетиков-эволюционистов. Данные, приведенные в ряде работ, могут быть использованы и в практических целях — при разведении хирономид, при разработке мер борьбы с вредными насекомыми.

Л. А. Чубарева





С. И. Беянина

## КАРИОТИПИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ХИРОНОМИДЫ *ENDOCHIRONOMUS IMPAR* WALK. ИЗ ВОДОЕМОВ ЯМАЛА И ПОЛЯРНОГО УРАЛА

### Введение

Хирономиды — одно из наиболее широко представленных в советской Субарктике семейств двукрылых насекомых. Личиночные и взрослые стадии хирономид играют здесь большую роль в питании водных и наземных насекомоядных птиц (Данилов, 1977). Видовой состав личинок хирономид Ямала и Полярного Урала почти не изучен, имеющиеся сведения по фауне хирономид указанных районов (Грандилевская-Дексбах, Соколова, 1970; Ольшванг, 1977) явно недостаточны. Взрослые стадии хирономид не исследованы совсем. Для установления точного видового списка хирономид данного региона необходимо изучение как личиночных, так и имагинальных стадий, а также привлечение наиболее информативного видового признака — строения кариотипа. Среди хирономид Ямала и Полярного Урала, исследованных нами в 1977—1978 гг., одной из доминирующих форм были личинки рода *Endochironomus* Kieff. Известно (Калугина, 1963), что личинки *Endochironomus*, являясь основными, а в ряде водоемов — единственными истинными минерами растительности и разлагающихся древесных остатков, играют важную специфическую роль в балансе органического вещества. Ввиду недостаточной изученности систематики рода *Endochironomus* (Шилова, 1974) представляется, несомненно, полезным использование в качестве дополнительных видовых критериев особенностей строения гигантских хромосом из клеток слюнных желез личинок.

Исследование кариотипов двух видов этого рода — *E. albipennis* и *E. tendens* — из Волги (Беянина, 1976а, 1978б) показало, что оба вида имеют  $2n=6$  и обладают видоспецифичным рисунком дисков политенных хромосом, их карионды характеризуются гетерозиготными парацентрическими инверсиями. В то же время для некоторых видов рода указывалось другое диплоидное число. Так, Бауер (Бауер, 1936) для двух не определенных им видов *Endochironomus* отмечал  $2n=8$ .

Нами изучались кариотипы личинок, собранных в августе 1977 г. в водоемах Полярного Урала и Ямала\* и определенных по морфологической характеристике (Калугина, 1961) как *E. impar* Walk. Личинки данного вида в отличие от других видов рода *Endochironomus* ведут только минирующий образ жизни и тяготеют к сильно разложившимся растительным остаткам (Калугина, 1963). В пределах СССР *E. impar* имеет довольно широкий ареал, встречаясь в различных районах (Ши-

\* Приношу благодарность А. Н. Беянину за сбор материала и предоставление его для кариологического анализа.

### Материал и методика

На Ямале личинки собраны в основном на о. Лисьем, около стационара Харп УНЦ АН СССР, на Полярном Урале — в реке Сось, около поселка «Красный Камень». Оба биотопа удалены друг от друга на расстоянии примерно в 60 км. Личинки фиксировались на месте сбора спирт-уксусной смесью (3 : 1), приготовление препаратов и окраска политенных хромосом из клеток слюнных желез проводилась по методике, описанной ранее (Беянина, 1976б).

### Результаты и обсуждение

При исследовании кариотипов личинок *E. impar* оказалось, что все особи из ямальской популяции имеют  $2n=8$ , а личинки с Полярного Урала в большинстве случаев (93,5%) содержат в хромосомном наборе  $2n=6$  и только в 6,5% —  $2n=8$  (табл. 1, рис. 1—3). Анализ последовательности дисков в хромосомах особей с различными хромосомными числами привел к выводу, что форма с  $2n=6$  возникла в результате тандемного присоединения короткой хромосомы IV из кариотипа с  $2n=8$  к теломерному району одной из длинных хромосом этого же кариотипа.

Таблица 1

Количество исследованных личинок разнохромосомных форм *Endochironomus impar* из различных популяций

Местонахождение популяции	Общее число исследованных особей	Количество особей	
		$2n=8$	$2n=6$
Полярный Урал	92	6	86
Ямал	28	28	—

При сравнении кариотипов разнохромосомных форм гомеологичные хромосомы отмечены нами одинаковыми буквами — А, В, С. Хромосома IV, самая короткая в наборе у особей с  $2n=8$  (табл. 2), отмечена как D. Внутри каждой группы кариотипов (с  $2n=8$  и с  $2n=6$ ) хромосомы обозначены римскими цифрами I, II, III, IV в зависимости от размеров (табл. 2 и 3). В кариотипах с  $2n=8$  хромосомы I (А) и II (В) достоверно по размерам не отличаются, в то время как хромосомы III (С) и IV (D) отличаются как от первых двух, так и друг от друга (табл. 2). В кариотипах с  $2n=6$  хромосома I (CD) отличается размером от почти равных хромосом II (В) и III (А) (табл. 3).

Каждая из гомеологичных хромосом разделена на плечи — L и R. Хромосома D содержит одно плечо. Сочетание плеч в гомеологичных хромосомах у разнохромосомных форм всегда одинаково. Центромерные районы в длинных хромосомах отчетливо выражены в виде четких гетерохроматиновых блоков, но толщина их у особей с разным числом хромосом несколько варьирует — у восьмихромосомной формы они толще (рис. 1—3).

### Морфология хромосом

Хромосома А (рис. 1—3) разделена на 14 отделов. Содержит регулярно встречающуюся перетяжку в отделе 5. На границе отделов 3 и 4 хорошо выделяются два диска. В начале отдела 8 у особей с  $2n=8$  формируется пуфф, в кариотипах с  $2n=6$  в этом локусе пуффа нет.



Хромосома *B* (рис. 1—3) состоит из 14 отделов. В отделе 7 часто образуется пуфф. Маркером данной хромосомы служит перешнуровка на границе отделов 5 и 6. Терминальная зона плеча *L* представлена набором большого количества тонких дисков (отделы 1 и 2), ограниченных со стороны отдела 3 четким толстым диском. В отделе 7 довольно регулярно встречается пуфф. У особей с  $2n=6$  в отделах 12—13 гомологи с нарушением спаренности.

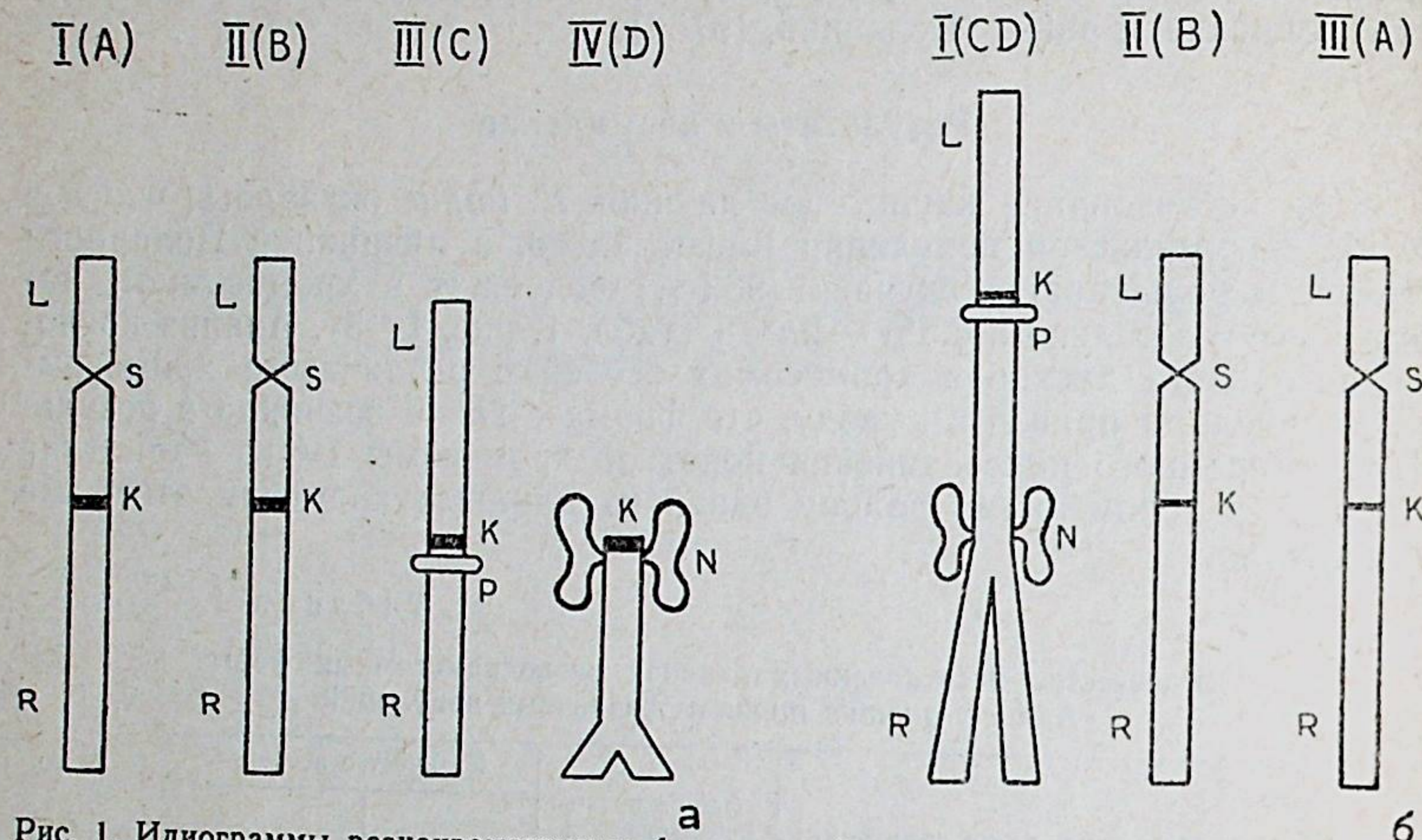


Рис. 1. Идиограммы разнохромосомных форм: а — форма с  $2n=8$ , б — форма с  $2n=6$ . Римскими цифрами обозначены порядковые номера хромосом в кариотипах, заглавными буквами — гомеологичные хромосомы. *L* и *R* — плечи хромосом, *K* — центромерный район, *P* — пуфф, *N* — ядрышко, *S* — перетяжка.

Хромосома *C* (рис. 1—2) разделена на 12 отделов. Около центромеры всегда имеется пуфф (отдел 7). В отделах 3, 6, 9 — пуффы непостоянны.

Хромосома *D* (рис. 1—2) содержит 7 отделов. В отделе 1 локализовано ядрышко, в отделах 5 и 6 часто формируются пуффы. Хромосома телоцентрического типа, центромерный хроматин в виде отдельных фрагментов располагается на периферии ядрышка. Постоянно работающих пуффов или колец Бальбиани нет.

Хромосома *I* у особей с  $2n=6$  (рис. 3) образована хромосомами *C* и *D*, в результате тандемного слияния, которое может быть отнесено

Таблица 2

Абсолютные и относительные размеры гигантских хромосом *Endochironomus impar* Walk., формы с  $2n=8$

Хромосома	Абсолютная длина, мкм		Относительная длина в % к общей длине гаплоидного набора	
	$\bar{X} \pm Sx$	$\sigma$	$\bar{X} \pm Sx$	$\sigma$
I (A)	123.94 ± 5.51	22.72	31.90 ± 0.77	3.20
II (B)	119.76 ± 4.18	17.24	30.98 ± 0.66	2.73
III (C)	102.23 ± 3.71	15.30	26.33 ± 0.30	1.27
IV (D)	41.47 ± 1.25	5.15	10.75 ± 0.22	0.92

Примечание. Абсолютная и относительная длины даны на основе измерения 17 хромосом в каждом случае.

Таблица 3

Абсолютные и относительные размеры гигантских хромосом *Endochironomus impar* Walk., формы с  $2n=6$

Хромосома	Абсолютная длина, мкм		Относительная длина в % к общей длине гаплоидного набора	
	$\bar{X} \pm Sx$	$\sigma$	$\bar{X} \pm Sx$	$\sigma$
I (CD)	163.70 ± 7.36	30.35	38.65 ± 0.45	1.87
II (B)	129.35 ± 6.34	26.15	30.51 ± 0.50	2.09
III (A)	129.98 ± 5.33	22.00	30.82 ± 0.49	2.04

Примечание. Абсолютная и относительная длины даны на основе измерения 17 хромосом в каждом случае.

к теломерно-центромерному типу. Подобный же тип слияния был обнаружен нами (Белянина, 1978а) у нескольких особей другого вида хирономид — *Chironomus plumosus* — из березинской популяции (окрестности Саратова), в кариотипах которых хромосома IV соединена с теломерным районом одной из двух длинных хромосом.

Соединение хромосомы *C* с хромосомой *D* произошло без утраты какой-либо части генетического материала, анализ показал присутствие всех дисков в терминальной зоне плеча *R* хромосомы *C*. В результате хромосома I (CD) у особей с  $2n=6$  субметацентрическая. Ядрышко локализовано в отделе 13. В отделах 14—19 конъюгация между гомологами отсутствует.

В терминальной зоне плеча *L* (отделы 1—3) также наблюдалось небольшое нарушение конъюгации, но полного расхождения гомологов не было.

В кариотипах особей из ямальской популяции ( $2n=8$ ) не встречено ни одной перестройки, длинные хромосомы почти всегда с плотной конъюгацией гомологов. Хромосома IV в районе, противоположном ядрышку, иногда частично раздваивалась, а у одной личинки наблюдалось полное расхождение гомологов.

В полярноуральской популяции среди личинок с  $2n=6$  39 особей (45,3%) содержали гетерокариотипы. В кариофонде этой популяции обнаружено 4 типа гетерозиготных инверсий, из них три относились к парацентрическому типу, а одна — ILR — к перичцентрическому (табл. 4, рис. 4; при названии инверсии указывается номер хромосомы и ее плечо, где расположена инверсия). Инверсии встречались как одиночно, так и в комплексе друг с другом. Наиболее часто встречались инверсия IIL, в то время как другие типы инверсий отмечались гораздо реже (табл. 4). Число инверсий в среднем на особь у личинок с  $2n=6$  составило 1.15. В этой же популяции среди личинок с  $2n=8$  встречена только одна особь, в кариотипе которой содержалась инверсия — (IIL).

Таблица 4

Частота встречаемости личинок *Endochironomus impar* Walk., формы с  $2n=6$ , с перестройками в кариотипе

Тип инверсии	Район локализации в хромосоме	Число особей с данной перестройкой, %%
ILR	6—9	5.13
IR	16—18	2.56
IIL	3—5	74.36
IIIR	8—11	2.56
ILR+IR	—	5.13
ILR+IR+IIL	—	10.26



Большинство хирономид имеет  $2n=8$ , виды с числом хромосом меньше 8, считаются филогенетически молодыми (Bauer, 1945; Steffan, 1966), в частности, кариотипы с  $2n=6$  у некоторых представителей рода *Chironomus* вторичны и возникают в ходе тандемного соединения короткой хромосомы с одной из длинных хромосом кариотипа с  $2n=8$  (Петрова, Максимова, 1978). Тандемное соединение хромосом в геноме считается видовым критерием в семействе Chironomidae (Keyl, 1962; Martin, Wülker, Sublette, 1974). О филогенетическом возрасте того или иного вида может свидетельствовать и хромосомный полиморфизм — виды с высоким полиморфизмом по гетерозиготным инверсиям расцениваются как обладатели апоморфных признаков, а с отсутствием таковых — как обладатели плезиоморфных признаков (Четвериков, 1926; Steffan, 1966; Чубарева, 1977).

Анализ внешней морфологии личинок *E. impar*, относящихся к разным хромосомным формам, не вскрыл каких-либо отличий между ними. Возможно, что изменения коснулись только приспособительных свойств и не случаен факт, что форма с  $2n=6$  встречается только в одной из популяций и была весьма многочисленна, в то время как форма с  $2n=8$  из Ямала и Полярного Урала была представлена в пробах небольшим количеством особей (табл. 1).

Несмотря на встречаемость разнохромосомных форм в одном биотопе (полярноуральская популяция), гибридные особи не найдены, хотя их легко можно было бы обнаружить на основании нечетного числа хромосом в гибридных кариотипах, как это, например, было отмечено для кариотипов гибридов некоторых млекопитающих (Раджабли, Графодатский, 1977; Белянин, 1975). Отсутствие гибридов у разнохромосомных форм *E. impar* свидетельствует о репродуктивной изоляции между особями с  $2n=8$  и  $2n=6$ , что дает основание отнести их к разным видам, при этом вид с  $2n=6$  и высоким хромосомным полиморфизмом может считаться филогенетически более молодым по сравнению с восьмихромосомным видом и находится еще в стадии становления.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белянин А. Н. Кариологический анализ малого, крапчатого сусликов и их гибридов. — Тез. докл. 11 Всес. конф. молодых ученых по вопр. сравнит. морф. и экол. животн. М., «Наука», 1975, с. 88—89.
- Белянина С. И. О хромосомных наборах хирономид в Волге у Саратова. — Тр. комплекс. экспед. Саратов. ун-та по изуч. Волгоградского и Саратовского водохранилищ. СГУ, 1976а, с. 82—84.
- Белянина С. И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* из различных частей ареала. I. Кариологическая структура популяций из Волги у Саратова и Ярославля. — Цитология, 1976б, т. 18, № 6, с. 712—717.
- Белянина С. И. О редких хромосомных и геномных мутациях в природных популяциях *Chironomus plumosus*. — Цитология, 1978а, т. 20, № 4, с. 463—465.
- Белянина С. И. Кариотип личинок комара *Endochironomus tendens* из различных районов Волги. — Цитология, 1978б, т. 20, № 5, с. 596—598.
- Грандильевская-Дексбах М. Л., Соколова Г. А. К фауне хирономид некоторых озер полуострова Ямала (о роли личинок хирономид в питании сиговых рыб). — Тр. ин-та экол. раст. и животн. Уральск. фил. АН СССР, 1970, вып. 72, с. 14—19.
- Данилов Н. Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики. — Сб. Биоценологическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977, с. 3—30.
- Калугина Н. С. Систематика и развитие комаров *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F. и *E. impar* Walk. (Diptera, Tendipedidae). — Энт. обзор., 1961, т. 40, с. 900—908.
- Калугина Н. С. Места обитания личинок и смена поколений у 7 видов *Clyptotendipes* Kieff. и *Endochironomus* Kieff. из Учинского водохранилища. — В кн.: Учинское и Можайское водохранилища. МГУ, 1963, с. 173—212.
- Ольшванг В. Н. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре. — В кн.: Биоценологическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977, с. 31—55.

- Петрова Н. А., Максимова Ф. Л. Роль хромосомных перестроек в видообразовании хирономид (Diptera, Chironomidae). — Генетика, 1978, т. 14, № 7, с. 1201—1207.
- Раджабли С. И., Графодатский А. С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин). — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, 1977, с. 231—248.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного прогресса с точки зрения современной генетики. — Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., (1926) 1965, т. 70, № 4, с. 33—74.
- Чубарева Л. А. Характеристика кариотипических признаков плезиоморфных видов мошек и предполагаемые пути эволюции кариотипов семейства Simuliidae. — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 10, с. 1492—1501.
- Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976, 251 с.
- Шилова А. И. *Endochironomus donatoris* sp. n. и некоторые замечания к диагностике рода (Diptera, Chironomidae). — Тр. ин-та биол. внут. вод АН СССР, 1974, вып. 25(28), с. 128—141.
- Bauer H. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen. — Zool. Jb., Abt. Zool., 1936, Bd 56, H. 1—4, S. 239—276.
- Bauer H. Chromosomen und Systematik bei Chironomiden. — Arch. Hydrobiol. 1945, Bd 40, H. 4, S. 994—1008.
- Keyl H. G. I Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. — Chromosoma, 1962, Bd 13, H. 4, S. 464—514.
- Martin J., Wülker W., Sublette J. E. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meig. — Stud. nat. Sci., 1974, v. 1, N. 10—12, p. 1—12.
- Steffan A. W. Zur Bedeutung der Chromosomenforschung für die Systematik der Chironomidae (Diptera). — Gewäss. Abwäss., 1966, 41/42, S. 22—37.



С. И. Белянина, С. А. Мосияш

### КАРИОФОНД ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* L. ИЗ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ КОНАКОВСКОЙ ГРЭС

В Иваньковском водохранилище в районе Конаковской ГРЭС наблюдается тепловое загрязнение — новый экологический фактор антропогенного характера. Благодаря подогреву воды в этом районе зимой образуется обширная полынья (Буторин, 1970), улучшается кислородный режим (Саппо, 1973) и световые условия у дна (Девяткин, 1975). Повышение температуры придонных слоев воды и грунта в результате сброса теплых вод Конаковской ГРЭС не могло не отразиться на жизнедеятельности различных гидробионтов, в том числе на особях вида *Chironomus plumosus*, личинки которого являются доминирующими среди хирономид на всех грунтах (Митропольский, 1974). Обнаружено, что в этих условиях сдвигаются сроки размножения и наблюдается более ранний вылет имаго хирономид (Поддубная, 1971), удлиняется вегетационный период с возрастанием числа генераций и повышением продукции личинок (Максимова, 1974).

В связи с этим представляет несомненный интерес изучение хромосомной структуры популяции *Ch. plumosus*, обитающей в тепловой зоне — в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. Сведения подобного рода в литературе отсутствуют. Из экспериментальных работ по изучению влияния повышенной температуры на политенные хромосомы *Drosophila melanogaster* известно, что при длительном температурном воздействии изменяется активность пуффов, а при исследовании хромосомного полиморфизма *Dr. funebris* обнаружено повышение частоты гетерозигот по инверсии при возрастании температуры от +17° до +25° С (Филатова, 1974).

#### Материал и методика

Личинки *Ch. plumosus* были собраны на двух станциях водохранилища в период с июля по сентябрь 1975 года. Контрольная зона А находилась выше г. Конаково, в пределах естественного температурного режима, зона Б — в районе подогретых сбросных вод Конаковской ГРЭС, сильно изменяющих физико-химические условия на этом участке водохранилища. Так, по данным Митропольского (1974), температура придонных слоев воды на расстоянии до 10 км от места выхода теплых вод повышалась в январе до +5.5°—5.7° С, а летом была выше на 1—1.5° С, чем на контрольных участках. Надо отметить, что исследованный нами участок (зона Б) находится на более близком расстоянии от места сброса теплых вод (6 км), чем район, описанный Митропольским (1974).

Фиксация материала проводилась на местах сборов спирт-уксусной смесью (3:1). Препараты политенных хромосом из клеток слюнных желез личинок готовились по модифицированной ацетоорсеиновой методике (Белянина, 1976). За гомокариотип принят хромосомный набор без структурных перестроек, с тесной конъюгацией гомологов в длинных хромосомах. Так как локализация инверсий в хромосомах личинок конаковской популяции и локализация их в хромосомах особей из популяций, исследованных ранее (Белянина, 1976) совпадают, то мы используем в данной работе ту же систему обозначений, указывая номер хромосомы и ее плечо, где обнаружена инверсия.

Всего исследовано 148 личинок, из них в зоне А — 80, в зоне Б — 68.

#### Результаты и обсуждение

Конаковская популяция *Ch. plumosus* в целом характеризуется высокой степенью полиморфизма — только в тепловодной зоне Б в июле обнаружено несколько особей (10,8%) с гомокариотипами. В зоне А личинок с гомокариотипами не встречено.

Инверсионный фонд популяции насчитывает 3 типа одиночных инверсий, располагающихся в хромосомах терминально, и 6 типов инверсионных комбинаций (см. табл.). При этом комбинация IL+IR встречалась только в зоне Б, а сочетания IIL+IIR+IIIR, IR+IIL+IIR+IIIR — только в зоне А. Интересно отметить, что у особей в зоне А инверсия IIR в июле отсутствовала, в августе появлялась (у 7.89% особей), в то время как в зоне Б она встречалась у 27% личинок в июле и у 3,22% — в августе. Среднее количество инверсий на особь в период с июля по сентябрь составляло 1.5 в зоне А и 0.9 — в зоне Б.

Частота встречаемости (в %) особей *Ch. plumosus* из Иваньковского водохранилища, несущих отдельные инверсии и их комбинации

Инверсии	Станция, количество, месяц				
	А			Б	
	n = 31	n = 38	n = 11	n = 37	n = 31
	июль	август	сентябрь	июль	август
IL	6.45		9.09	2.70	
IIL	22.58	18.42	9.09	10.81	3.22
IIR		7.89		27.02	3.22
IL+IR				2.70	
IL+IIL	9.67	7.89	9.09		3.22
IIL+IIR	25.80	21.05	36.36	13.51	12.90
IL+IIL+IIR	9.67			5.40	9.67
IIL+IIR+IIIR		2.63			
IR+IIL+IIR+IIIR		2.63			

Для особей из конаковской популяции очень характерно нарушение конъюгации не только в хромосоме IV, которая почти всегда состояла из 2-х неспаренных гомологов, и лишь в немногочисленных гомокариотипах находилась в состоянии различной степени конъюгации, но и в длинных хромосомах (рис. 1). Хромосомы II и III довольно часто были представлены двумя неспаренными гомологами, соединенными только в области центромеры. В хромосоме I, в плече R, отсутствие конъюгации наблюдалось или в районе нескольких дисков, или же на большей части плеча. При этом у личинок из зоны Б нарушение конъюгации в плече R хромосомы I встречалось чаще, чем у особей из зоны А.



Инверсий в хромосоме IV не встречено, лишь у одной личинки из зоны Б в этой хромосоме отмечена гетерозиготность по дискам, при этом длинные хромосомы в кариотипе имели стандартную последовательность дисков.

В июле у одной личинки (3.22%) из зоны А и у шести (16.21%) из зоны Б в кариотипах отмечены добавочные микрохромосомы. Различия по количеству добавочных микрохромосом в данных зонах достоверны ( $P > 0.99$ ). Известно, что увеличение число особей с микрохромосомными наборами в придонных популяциях мошек идет параллельно большому загрязнению водоемов и более разнообразному воздействию на популяцию антропогенных факторов (Чубарева и Петрова, 1968). По-видимому, повышенное количество личинок с микро-

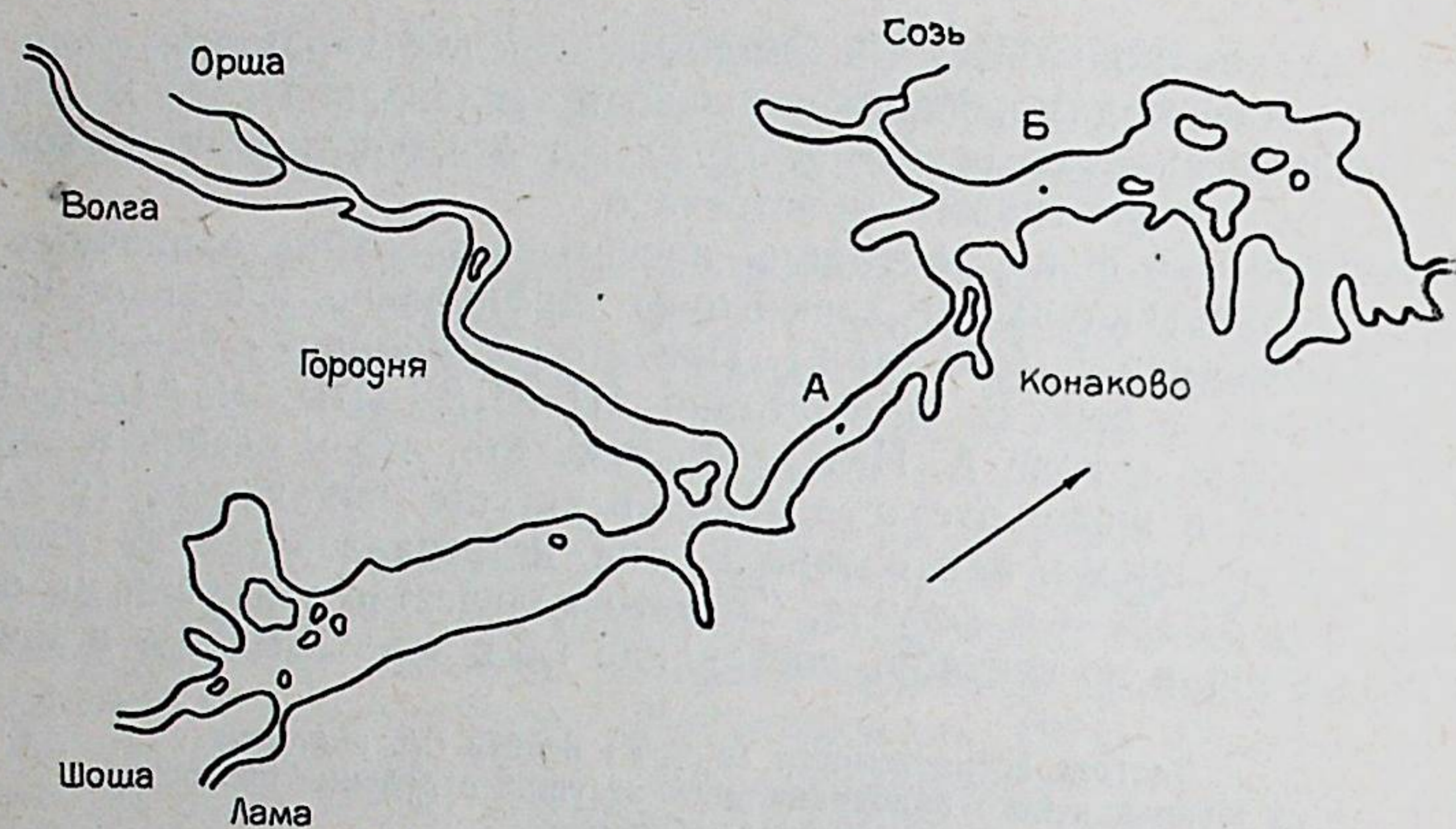


Рис. 1. Схема расположения станций (А, Б) в районе Конаковской ГРЭС.

хромосомами в зоне Б является следствием теплового загрязнения в этом районе. Предполагается, что поддержание дополнительных хромосом в кариотипе популяции является результатом адаптивных преимуществ особей с подобными хромосомами (Щербаков, 1965).

Таким образом, в хромосомной структуре популяции *Ch. plumosus* из Ивановского водохранилища, обитающей в зоне естественного температурного режима (зона А) и в зоне повышенной температуры (зона Б), обнаружены следующие различия: 1) количество личинок с добавочными микрохромосомами в зоне Б достоверно превышает количество их в зоне А; 2) инверсия IIR в июле, в период наибольшей температурной разницы между исследованными районами, встречалась у 27% особей в зоне Б и отсутствовала у форм зоны А; 3) гомокариотипы полностью отсутствовали в зоне А, но в небольшом количестве встречались в зоне Б; 4) среднее количество инверсий на особь в зоне А составляло 1.5, в зоне Б — 0.9. Перечисленные различия, по-видимому, связаны с особенностями физико-химических условий обитания личинок *Ch. plumosus* исследованных зон и, в первую очередь, с тепловым загрязнением в районе Конаковской ГРЭС.

#### ЛИТЕРАТУРА

Белянина С. И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* из различных частей ареала. I. Кариотипическая структура популяций из Волги у Саратова и Ярославля и из Оби у Новосибирска. — Цитология, 1976, т. 18, № 6, с. 712—717.

- Буторин Н. В. О комплексных исследованиях Ивановского водохранилища в районе Конаковской ГРЭС. — Инф. бюлл. ин-та биол. внутр. вод, 1970, № 5, с. 81—83.
- Девяткин В. Г. Некоторые данные о влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон Ивановского водохранилища. — В кн.: Изучение и охрана водных ресурсов. Л., 1975, с. 61—62.
- Максимова Г. Д. О влиянии повышенной температуры воды на развитие некоторых личинок рода *Chironomus*. — В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидр. и биол. водоемов. Борок, 1974, с. 98—100.
- Митропольский В. И. Зообентос Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. — Инф. бюлл. ин-та биол. внутр. вод, 1974, № 24, с. 19—23.
- Поддубная Т. Л. Донная фауна Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. — Тр. ин-та биол. внутр. вод, 1971, вып. 21(24), с. 93—103.
- Саппо Л. Л. Основные черты режима растворенных газов Ивановского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1973, т. 9, вып. 5, с. 36—46.
- Филатова Л. П. Исследование влияния температуры на хромосомный полиморфизм *Drosophila funebris*. — Цитология и генетика, 1974, т. 8, № 2, с. 130—132.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 10, с. 1248—1256.
- Щербаков Е. С. Сезонная динамика численности личинок мошек с разными кариотипами и геномный полиморфизм. — Ж. общ. биол., 1965, т. 26, № 6, с. 653—659.



Н. Б. Ильинская

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ И ВОПРОСЫ КАРИОСИСТЕМАТИКИ

Открытие видоспецифичности структуры политеменных хромосом (Heitz, Bauer, 1933) и составление цитогенетических карт политеменных хромосом для *Drosophila melanogaster* (Painter, 1934; Bridges, 1935) положило начало пристальному, не уменьшающемуся интересу к политеменным хромосомам исследователей различного профиля, в том числе и кариосистематиков. Число подвергнутых кариоанализу видов и таксонов все возрастает. Проведенные исследования позволяют решать многие сложные вопросы систематики и микроэволюции. Если кариологические данные, полученные на митотических хромосомах млекопитающих, по мнению Орлова (1974), находят наибольшее применение при различении близкородственных видов и видов двойников, а также подвидов, и значительно менее при группировке родственных видов в роды и установлении отношений между более высокими таксонами, то использование политеменных хромосом дает основание судить как о внутри- и межвидовых отношениях, так и степени родства между более высокими таксонами, перегруппировывать виды между родами и говорить о направлении эволюции внутри отдельных групп (Dobzhansky, 1951; Keyl, 1962; Dobzhansky, Pavlowsky, 1962; Dunbar, 1967; Чубарева, 1968, 1977а, 1977б, 1977в, 1978; Чубарева, Петрова, 1968; Martin, 1971; Петрова, 1973; Wülker, Martin, 1974; Martin et al., 1974; Стегний, Кабанова, 1976 и др.). Основное преимущество политеменных хромосом перед митотическими и мейотическими (пахитенными) при проведении кариоанализа сводится к большей морфологической информативности. Под этим мы понимаем не объем заключенной в них генетической информации (он одинаков или даже больше в митотических и мейотических хромосомах) а возможность выявления линейной последовательности и идентификации как можно большего числа различных участков хромосом при самых различных преобразованиях и перестройках кариотипа. Так, например, даже значительные по протяженности парацентрические инверсии, а также небольшие делеции и дупликации не выявляются на обычных препаратах митотических хромосом. Вместе с тем они легко распознаются на препаратах политеменных хромосом. Порядок чередования по длине политеменных хромосом темных и светлых полос различных размеров представляет естественную цитологическую карту с такой высокой разрешающей способностью, которая на много порядков превосходит возможности, открываемые в настоящее время комплексным применением всех методик дифференциального окрашивания митотических хромосом.

При проведении кариоанализа по политеменным хромосомам в дополнение к определению числа, формы хромосом и морфометрических

данных о соотношении длин различных пар хромосом (Гиндилис, Ивановичкий, 1970; Орлов, 1974) учитывают также такие структурные особенности как местоположение ядрышка, локализацию колец Бальбиани, число наиболее крупных постоянно действующих пуффов и, наконец, рисунок последовательного чередования дисков и светлых пространств между ними.

Высокая точность, обусловленная подробностью дисковой картины, не только способствует кариологическому анализу, но представляет, именно из-за большого числа дисков в хромосомах, ряд затруднений, требуя детального кропотливого анализа последовательности дисков.

Использование политеменных хромосом для кариодиагностики видов подразумевает, с одной стороны, различие в последовательности рисунка дисков у близких видов и, с другой — постоянство рисунка дисков (одинаковый дисковый паттерн) у особей одного вида. Однако, дело обстоит не так просто. Значительные вариации в расположении отдельных дисков и целых секций хромосом наблюдаются как у разных видов, так и у особей одного вида и популяции (см. например, Dobzhansky, Pavlowsky, 1962 и др.). Это касается различий не только в гетерозиготном, но и в гомозиготном состоянии (Keyl, 1962, 1965; Максимова, 1977, 1978; Максимова, Петрова, 1978 и др.). Для многих природных популяций исследованных видов двукрылых насекомых характерно наличие парацентрических инверсий. Поэтому при выявлении различий в расположении дисков в политеменных хромосомах основная задача сводится к установлению того, к какому рангу — межвидовому или внутривидовому — следует их приравнять. Эта оценка в значительной мере зависит от того, в каком состоянии — гетеро- или гомозиготном — встречаются инверсии, от их частот и повторяемости, соответствия равенству Харди-Вайнберга, наличия перекрывающихся инверсий, возможности скрещивания и плодовитости потомства.

Карты перестроек, наблюдаемых в политеменных хромосомах различных популяций и видов, имеются не для всех изученных кариологически представителей двукрылых насекомых. Вместе с тем установление точных границ перестроек важно для определения идентичности инверсий для популяций, исследованных разными авторами, для обнаружения так называемых «горячих точек». Такие карты могут быть как рисованными, так и фотокартами. Они имеются для дрозофил, хирономид, малярийных комаров и других видов двукрылых насекомых (Dobzhansky, 1950; Berendes, 1963; Martin et al., 1974; Петрова, 1974; Максимова, 1976, 1980; Israelewski, 1978 и др.).

Цитогенетическое исследование мутантных линий дрозофилы показало совпадение изменений порядка в расположении генов и дисков в конкретных участках хромосом. Это послужило основой фундаментальных представлений о том, что последовательность дисков отражает линейную последовательность расположения генов. Отсюда как следствие вытекало, что все изменения рисунка дисков обусловлены мутациями, т. е. имеют непосредственный генетический смысл.

Следует, однако, иметь в виду, что в отличие от митотических политеменные хромосомы функционально активны. В них осуществляются процессы редупликации и транскрипции. Они значительно деспирализованы и соответствуют обычным хромосомам в интерфазе или ранней профазе, являясь уникальной для исследователя моделью интерфазных хромосом (Кикнадзе, 1965, 1972). В ходе развития наблюдается дифференциальная активность отдельных локусов хромосом, в которых протекает синтез и-РНК (Pelling, 1964, 1972), морфологическим проявлением которого является развитие на месте отдельных дисков пуффов. Открытие пуффинга и его функционального смысла (Beer mann, 1952, 1961, 1962; Mechelke, 1953; Clever, Karlson, 1960; Edström, Beer mann, 1962; Pelling, 1964, 1972; Grossbach, 1969) не только не поколе-



бали представления о постоянстве дисковой структуры политенных хромосом, а, напротив, дали объяснение тем изменениям картины дисков, которые были известны. Вместе с тем стало ясным, что специфическая картина чередования дисков отражает не только генотипические особенности организации политенных хромосом, но и фенотипические изменения, возникающие в процессе развития и при различных воздействиях. Так, в своем обзоре Беерман (Beermann, 1972) отмечает, что поскольку дифференциальная конденсация ДНК обусловлена взаимодействием с белками, картина чередования дисков в политенных хромосомах является частью фенотипа, хотя при том постоянстве и точности, с которой диски следуют один за другим в характерной последовательности, дисковый паттерн часто рассматривают как непосредственную характеристику самого генетического материала. Действительно, вопреки первоначальным ожиданиям число стадий- и тканеспецифичных пuffed в общем наборе пuffed относительно невелико (Beermann, 1952, 1962; Pavan, Breuer, 1952; Berendes, 1966, Жимулев, Беляева, 1977). Отчетливые изменения в наборе пuffed отмечаются в критические периоды развития, такие как личиночная и куколичная линьки (Becker, 1959; Berendes, 1966, 1972; Ashburner, 1967, 1978; Кикнадзе, 1976, 1978; Holden, Ashburner, 1978 и др.), а для политенных хромосом трихогенных клеток и клеток пульвил мух в период синтеза кутикулы (Bultmann, Clever, 1970; Ribbert, 1972).

Более значительные изменения морфологии политенных хромосом наблюдаются у *Phryne cincta* (Wolf, 1957). В процессе развития личинок при разных температурах форма, размеры и рисунок дисков X-хромосомы резко отличались, тогда как дисковый рисунок остальных хромосом не менялся. У личинок, развитие которых протекало при 20°, X-хромосома представлена округлым гетерохроматизированным тельцем, без признака дисков. У личинок, развивавшихся при 4°, она была длинной и обладала таким же строением, как и остальные хромосомы набора с четким рисунком дисков. Изменение формы и степени выраженности рисунка дисков отмечено и для В-хромосом некоторых видов, в том числе хирономид (Beermann, 1962; Keyl, Hägele, 1971).

Нарушение дисковой картины политенных хромосом отмечалось для некоторых мутантов дрозофилы (Rodman, 1964; Жимулев и др., 1974, и др.) и при инфекциях (Diaz, Pavan, 1965; Pavan et al., 1969 и др.). Естественно, что такие факты надо обязательно учитывать при кардиоанализе.

Изучение сезонных циклов развития личинок *Chironomus plumosus* позволило обнаружить значительные изменения морфологии политенных хромосом (Ильинская, Максимова, 1976). Сезонные изменения выражены несравненно ярче, чем обычные изменения пuffed. Их можно сопоставить лишь с изменениями X-хромосомы у *Phryne cincta*, но они затрагивают все хромосомы набора. Вкратце они сводятся к следующему.

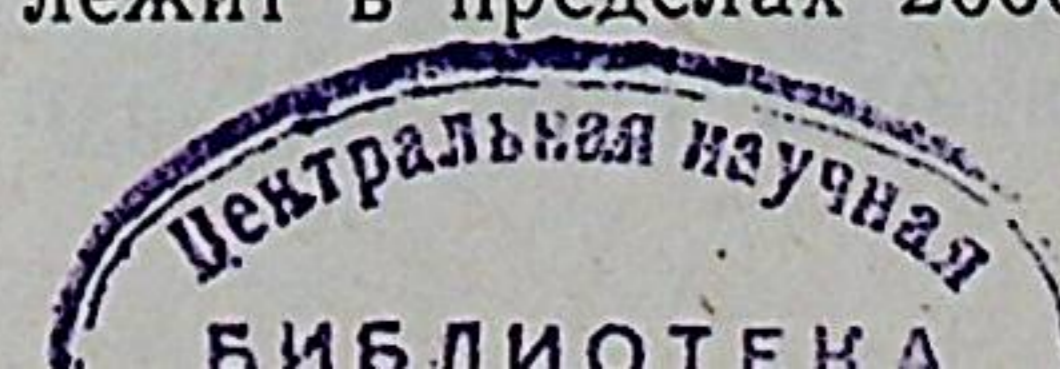
Хромосомы летних личинок *Ch. plumosus* имеют обычную дисковую структуру. Они представлены тремя парами длинных сконъюгированных хромосом и одной парой коротких, которые или полностью разобщены, или соединены в области ядрышкового организатора, или — в противоположном теломерном районе (см. рис., а). Осенью хромосомы резко укорачиваются, более интенсивно окрашиваются и утрачивают отчетливую дисковую структуру (рис., б). С середины зимы и до начала таяния льда в водоеме хромосомы, по сравнению с поздневесенними и летними, напротив, удлиняются, рисунок дисков становится более четким, а степень окрашиваемости падает. Иногда ослабление окрашиваемости так сильно выражено, что хромосомы почти невозможно исследовать на временных препаратах, настолько быстро они раскрашиваются (рис., в). Изменение рисунка дисков сопровождается

изменением дискретно различимого в световом микроскопе числа дисков. Подсчет числа дисков показал, что зимой выявляется в 3—4 раза больше дисков, чем у ранне-осенних личинок (Ильинская, Максимова, 1978). Изменения рисунка и числа дисков являются проявлением изменения функционирования хромосом в разные периоды сезонного цикла развития личинок *Ch. plumosus*. Осенью личинки находятся в диапаузе и не окукливаются при температуре 14—20° и короткодневном режиме освещения (Шилова, Зеленцов, 1972; Ильинская, Максимова, 1974). Диапауза предотвращает вылет имаго осенью, хотя температура воды в водоеме в этот период выше той, которая наблюдается весной, когда происходит массовый вылет этого вида. К концу октября у части личинок диапауза завершается, к этому времени температура в водоеме снижается до 4°. Дальнейшее замедленное развитие обусловлено уже не диапаузой, а пониженной температурой. При перенесении в высокую температуру личинки могут окукливаться. Доказательством медленного развития личинок в зимний период при низких температурах служат, во-первых, наблюдения за ростом имагинальных дисков у личинок при 2°, и, во-вторых, данные о включении меченого предшественника ДНК в политенные хромосомы слюнных желез личинок при этой температуре (Ильинская, Мартынова, 1978). Этому периоду замедленного развития при низкой температуре соответствуют длинные, с низкой степенью спирализации хромосомы.

Чтобы убедиться в том, что изменения рисунка дисков и их числа носят действительно функциональный характер, были поставлены опыты с фиксацией собранных зимой личинок через различные сроки после сбора и нахождения их при разных температурах. Опыты показали, что особенности зимних хромосом сохраняются по крайней мере в течение недели у личинок, которые после отлова и транспортировки в термосе были перенесены в холодильник (рис., д). С другой стороны особенности, присущие хромосомам зимних личинок, быстро (через 30—60 мин.) теряются при комнатной температуре (рис., е). Эти опыты доказывают, что обнаруженные сезонные различия в морфологии хромосом, которые на первый взгляд настолько велики, что могли бы быть отнесены к рангу межвидовых, имеют действительно функциональную природу.

Сезонные изменения рисунка дисков обусловлены не исчезновением или появлением дисков *de novo*, и не развитием на месте отдельных дисков обычных пuffed, что могло бы привести к уменьшению числа подсчитанных дисков осенью, а изменением степени спирализации хромосом и слиянием групп дисков осенью в плотные, интенсивно окрашивающиеся блоки, и разделением их зимой. То есть они вызваны исчезновением осенью или появлением зимой междисковых пространств между группами близлежащих дисков. При этом меняется как число дискретно различимых дисков, так и длина хромосом.

Зависимость числа различимых дисков от степени вытянутости хромосом была известна еще Бриджесу (Bridges, 1935). Он составлял карту для политенных хромосом дрозофилы на основании исследования наиболее удлиненных хромосом. Возможно именно различием в степени растянутости хромосом объясняются различия в числе обнаруживаемых различными исследователями дисков как при изучении политенных хромосом на уровне светового, так и электронного микроскопов (Bridges, 1935, 1938; Sorsa, Sorsa, 1967, 1973; Lindsley, Grell, 1968; Berendes, 1970). Это справедливо и для других видов. Например, на карте составленной для нормально вытянутых хромосом *Phryne cincta*, можно различить примерно 1700 дисков, тогда как в сверхвытянутых хромосомах общее число дисков лежит в пределах 2000—3000 (Israelewski, 1978).





Исследования, проведенные нами на хромосомах *Ch. plumosus*, показывают, что сезонные изменения степени вытянутости хромосом не являются результатом большего или меньшего растягивания хромосом при приготовлении препаратов хромосом. Сколько бы ни растягивали хромосомы, выделенные из слюнных желез осенних личинок, они не растягиваются, а только разрываются. Напротив, хромосомы зимних личинок находятся в удлиненном состоянии уже в нераздавленных ядрах. Это указывает на то, что степень растянутости хромосом не является привносимым артефактом, а характеризует различное функциональное состояние хромосом. Опыты по растягиванию нефиксированных, изолированных хромосом *Ch. thummi*, проведенные Зайниевым и Груздевым (1978) также показывают, что имеются различающиеся по степени растяжимости хромосомы.

В основе сезонных изменений морфологии политенных хромосом по-видимому лежит изменение функционального состояния той части генома, которая в активном состоянии представлена минипуффами. Минипуффы не имеют типичного для пуффов строения, по данным электронной микроскопии близки по строению к междискам (Sorsa, Sorsa, 1967), возможно соответствуют им или наиболее протяженным из них. Они содержат гранулы РНП и включают меченый уридин (Fujita, 1965; Перов, Ченцов, 1971; Berendes, 1972; Speiser, 1974; Жимулев, Беляева, 1974, 1975; Перов и др., 1975), что и позволяет рассматривать их как постоянно действующие, но мало активные пуффы.

Детальный анализ различающихся по морфологии X-хромосом *Phryne cincta* показал, что хромосомы с четкой дисковой картиной и без дискового рисунка содержат одинаковое количество ДНК и в одинаковой степени включают меченый уридин, следовательно, не имеется доказательств точной причины изменения дискового рисунка X-хромосомы (Sokoloff, Zacharias, 1977).

Приведенный материал свидетельствует о том, что настоятельно необходимо на уровне дискового строения хромосом различать генотипические и фенотипические изменения. В ряде работ терминологически разграничивают те и другие изменения, подразумевая под дисковым паттерном — генотип, и под паттерном пуффинга — фенотип (Holden, Ashburner, 1978). Данные о сезонных изменениях и изменениях у X-хромосомы показывают, что необходимо учитывать не только классический пуффинг, но также и более резко выраженные функциональные изменения дискового рисунка политенных хромосом.

Фенотипические изменения морфологии политенных хромосом (аллоциклия, сезонные изменения) затрудняют кариоанализ, и их надо иметь в виду при цитодиагностике видов с политенными хромосомами. Вместе с тем фенотипические изменения такого типа не следует расценивать катастрофически.

Как показало сравнение дисковой структуры политенных хромосом, в один сезон у личинок *Ch. plumosus* середины IV возраста наблюдается удивительное постоянство не только всех маркеров хромосом, но и числа дисков, их рисунка, а также числа и размеров пуффов (Максимова, Ильинская, 1977). То обстоятельство, что у личинок природной популяции *Ch. plumosus* в один сезон (т.е. при сходном функциональном состоянии, на одной стадии развития) варибельность числа и размеров пуффов и числа дисков всецело лежит в пределах изменчивости, обнаруживаемой между отдельными ядрами одной железы, и позволяет проводить сравнительный кариоанализ различных популяций с высокой точностью. Следует иметь в виду, что такие важные для кариодиагностики показатели, как число хромосом, их форма, положение ядрышка, колец Бальбиани, в сезоне не меняются. Для *Ch. plumosus* сохраняются неизменными и те особенности морфологии

хромосомы IV, по строению которой были построены определительные таблицы личинок рода *Chironomus* (Keyl, Keyl, 1959).

Как и для всякого иного видового признака при решении детальных вопросов внутривидовых отношений следует соблюдать условия, обычные для фенотипических признаков: сравнивать в одном сезоне, на одних и тех же этапах онтогенетического развития в одинаковом функциональном состоянии. Это и осуществляется на практике в большинстве кариологических исследований. Так, для предотвращения возможных изменений рекомендуется фиксировать материал сразу на месте сбора (Чубарева, Петрова, стр. 73 наст. сборника). Для анализа используют хромосомы не одного, а нескольких ядер одной особи, при этом выбирают хромосомы, имеющие отчетливую картину дисков, а плохо окрашенные и сильно сжатые отбраковывают. Таким образом, сами процедуры отбора для анализа хромосом способствуют устранению случайных фенотипических различий между хромосомами и выявлению более постоянных, фенотипических характеристик, отражающих генотипические особенности дисковой структуры хромосом.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гиндилис В. М., Иваницкий Г. Р. Задачи и современное состояние машинного анализа хромосом. — В кн.: Современные проблемы машинного анализа биологических структур. М., 1970, с. 34—65.
- Жимулев И. Ф., Беляева Е. С. Включение <sup>3</sup>H-уридина в хромосомы слюнных желез *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1974, т. 10, № 9, с. 71—79.
- Жимулев И. Ф., Беляева Е. С. Варьирование картины дисков в политенных хромосомах личинок *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1977, т. 13, № 8, с. 1398—1407.
- Жимулев И. Ф., Беляева Е. С., Лычев В. А. Изменение рисунка дисков в хромосомах слюнных желез мутанта 1<sup>st</sup> *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1974, т. 10, № 10, с. 73—79.
- Зайниев Г. А., Груздев А. Д. Получение и свойства растянутых политенных хромосом. II. Механизм растяжения. — Цитология, 1978, т. 20, № 1, с. 34—44.
- Ильинская Н. Б., Максимова Ф. Л. Динамика сезонных изменений соле- и спиртоустойчивости мышечной ткани мотыля *Chironomus plumosus*. — Цитология, 1974, т. 16, № 7, с. 833—837.
- Ильинская Н. Б., Максимова Ф. Л. Изменения политенных хромосом слюнных желез личинок *Chironomus plumosus* в разные месяцы года. — Цитология, 1976, т. 18, № 7, с. 847—851.
- Ильинская Н. Б., Максимова Ф. Л. Изменение рисунка и числа дисков в политенных хромосомах личинок *Chironomus plumosus* в разные сезоны года. — Цитология, 1978, т. 20, № 3, с. 291—296.
- Ильинская Н. Б., Мартынова М. Г. Включение <sup>3</sup>H-тимидина в политенные хромосомы слюнных желез зимующих личинок хирономуса. — Цитология, т. 20, № 5, с. 522—526.
- Кикнадзе И. И. Функционирование хромосом. — В кн.: Руководство по цитологии. Л., 1965, т. 2, с. 329—346.
- Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. Л., 1972, 211 с.
- Кикнадзе И. И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. Пуффинг в хромосоме IV. — Цитология, 1976, т. 18, № 11, с. 1322—1329.
- Кикнадзе И. И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. II. Пуффинг в хромосомах I, II и III. — Цитология, 1978, т. 20, № 5, с. 514—521.
- Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* усть-ижорской природной популяции. — Цитология, 1976, т. 18, № 10, с. 1164—1169.
- Максимова Ф. Л. О хромосомном полиморфизме *Chironomus plumosus*. — Цитология, 1977, т. 19, № 1, с. 126—128.
- Максимова Ф. Л. К вопросу о цитодиагностике личинок *Chironomus plumosus*. — В кн.: Карносистематика беспозвоночных животных. Л., 1979, с. 51—55.
- Максимова Ф. Л. Инверсионный полиморфизм *Chironomus plumosus*. — В кн.: Новые данные по карносистематике двукрылых насекомых. Л., 1980, с. 31—39.
- Максимова Ф. Л., Ильинская Н. Б. Анализ активности пуффов и постоянства дисковой структуры в политенных хромосомах в процессе развития личинок *Ch. plumosus*. IV возраста природной популяции. — В кн.: Структура и функция клеточного ядра. Алма-Ата, 1977, с. 118.



- Максимова Ф. Л., Петрова Н. А. Географическая изменчивость кариотипа *Chironomus plumosus*. — Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 12, с. 1816—1826.
- Орлов В. Н. Карносистематика млекопитающих. М., 1974, 207 с.
- Перов Н. А., Кикнадзе И. И., Ченцов Ю. С. Ультраструктурная организация политенных хромосом слюнных желез *Chironomus thummi*. — Цитология, 1975, т. 17, № 4, с. 390—395.
- Перов Н. А., Ченцов Ю. С. Электронномикроскопическое изучение политенных хромосом личинок *Chironomus plumosus*. — ДАН СССР, 1975, т. 196, № 6, с. 1452—1456.
- Петрова Н. А. Сравнительно-кариологический анализ трех родов семейства Simuliidae (Diptera). — Цитология, 1973, т. 15, № 8, с. 1056—1058.
- Петрова Н. А. Инверсионный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек. — Генетика, 1974, т. 10, № 1, с. 80—90.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М. Цитозоологическое изучение природных популяций малярийного комара на территории СССР. I. Выделение нового вида *Anopheles* в комплексе *A. maculipennis* методом цитодиагностики. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1976, т. 14, вып. 2, с. 192—198.
- Чубарева Л. А. Полиплоидия в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 6, с. 750—754.
- Чубарева Л. А. Кариотипические особенности и филогенетические связи реликтовых видов мошек подсемейства *Gynopaidinae* (Simuliidae, Diptera). — Цитология, 1977а, т. 19, № 2, с. 198—209.
- Чубарева Л. А. Кариотипические признаки подсемейств *Gynopaidinae* Rubz. и *Prosimuliinae* End. (Simuliidae) и их таксономическая значимость. — В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л., 1977б, с. 105—111.
- Чубарева Л. А. Характеристика кариологических признаков плезиоморфных видов мошек и предполагаемые пути эволюции кариотипов семейства Simuliidae. — Зоол. ж., 1977в, т. 56, вып. 10, с. 1492—1502.
- Чубарева Л. А. Кариотипические особенности рода *Prosimulium* Roub. (Simuliidae) и вопросы систематики. — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 1, с. 37—43.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 10, с. 1248—1256.
- Шилова А. И., Зеленцов Н. И. Влияние фотопериода на диапаузу у хирономид. — Инф. бюлл. инст. биол. внутр. вод АН СССР, 1972, № 13, с. 37—43.
- Ashburner M. Patterns of puffing activity in the salivary gland chromosomes of *Drosophila*. I. Autosomal puffing patterns in a laboratory stock of *Drosophila melanogaster*. — Chromosoma, 1967, Bd 21, H. 4, p. 398—428.
- Ashburner M. Patterns of puffing activity in the salivary gland chromosomes of *Drosophila*. VIII. A revision of the puffing patterns of the proximal region of chromosome arm 2L of *D. melanogaster*. — Chromosoma, 1978, v. 67, N 2, p. 195—203.
- Becker H. J. Die Puffs der Speicheldrüsenchromosomen von *Drosophila* I Beobachtungen zum Verhalten des Puffmuster im Normalstamm und bei zwei Mutanten giant und letal-giant larvae. — Chromosoma, 1959, Bd 10, H. 6, p. 654—678.
- Beermann W. Chromomerenkonstanz und spezifische Modifikationen der Chromosomenstruktur in der Entwicklung und Organdifferenzierung von *Chironomus tentans*. — Chromosoma, 1952, Bd 5, H. 2, p. 139—198.
- Beermann W. Ein Balbianiring als Locus einer Speicheldrüsenmutation. — Chromosoma, 1961, Bd 12, H. 1, p. 1—25.
- Beermann W. Riesenchromosomen. — Protoplasmatologia. Handbuch der Protoplasmaforschung. Wien. 1962, Bd 6, 162 s.
- Beermann W. Chromomeres and Genes. — In: Resultes and problems in cell differentiation. IV. Developmental studies on giant chromosomes. Berlin, Heidelberg, N-Y. 1972, p. 1—35.
- Berendes H. D. The salivary gland chromosomes of *Drosophila hydei* Sturtevant. — Chromosoma, 1963, Bd 14, H. 2, p. 195—206.
- Berendes H. D. Gene activities in the malpighian tubules of *Drosophila hydei* at different developmental stages. — J. Exptl. Zool., 1966, v. 162, N 2, p. 209—217.
- Berendes H. D. Polytene chromosome structure at the submicroscopical level. I. A map of the region X, 1—4E of *Drosophila melanogaster*. — Chromosoma, 1970, v. 29, N 1, p. 118—130.
- Berendes H. D. The control of puffing in *Drosophila hydei*. In: Developmental studies on giant chromosomes. Berlin, Heidelberg, N-Y, 1972, p. 181—207.
- Bridges C. B. Salivary chromosome maps. — J. Hered., 1935, v. 26, N 1, p. 60—64.
- Bridges C. B. A revised map of the salivary gland X chromosome of *Drosophila melanogaster*. — J. Hered., 1938, v. 29, N 1, p. 11—13.
- Bultmann H., Clever U. Chromosomal control of footpad development in *Sarcophaga bullata*. 11. Cuticle formation and tanning. — Develop. Biol., 1970, v. 22, N 4, p. 601—621.
- Clever U., Karlson P. Induktionen von Puff-Veränderungen in den Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus tentans* durch Ecdyson. — Exp. Cell Res., 1960, v. 20, N 4, p. 623—629.
- Diaz M., Pavan C. Changes in chromosomes induced by microorganism infection. — Proc. Nat. Acad. Sci., 1965, v. 54, N 12, p. 1321—1327.
- Dobzhansky Th. The chromosomes of *Drosophila willistoni*. — J. Hered., 1950, v. 41, N 1, p. 156—158.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N-Y, 1951, p.
- Dobzhansky Th., Pavlovsky O. A comparative study of the chromosomes in the incipient species of the *Drosophila paulistorum* complex. — Chromosoma, 1962, Bd 13, H. 2, p. 196—218.
- Dunbar R. W. The salivary gland chromosomes of six closely related black flies near *Eusimulium congareenarum* (Diptera, Simuliidae). — Canad. J. Zool., 1967, v. 45, N 4, p. 377—396.
- Edström J.-E., Beermann W. The base composition of nucleic acids in chromosomes, puffs, nucleoli, and cytoplasm of chironomus salivary gland cells. — J. biophys. biochem. Cytol., 1962, v. 14, N 3, p. 371—380.
- Grossbach U. Chromosomen Aktivität und biochemische Zelldifferenzierung in den Speicheldrüsen von *Camptochironomus*. — Chromosoma, 1969, Bd 28, H. 1, p. 136—187.
- Fujita S. Chromosomal organization as a genetic basis of cytodifferentiation in multiselular organisms. — Nature, 1965, v. 206, N 5009, p. 742—744.
- Holden J. J., Ashburner M. Patterns of puffing activity in the salivary gland chromosomes of *Drosophila*. IX. The salivary and prothoracic gland chromosomes of a dominant temperature sensitive lethal of *Drosophila melanogaster*. — Chromosoma, 1978, v. 68, N 3, p. 205—227.
- Heitz E., Bauer H. Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus* L. — Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat., 1933, Bd 17, H. 1, p. 67—82.
- Israelewski N. The relation of radiation sensitivity to pronuclear chromosome structure. I. Different radiation sensitivities between *Drosophila melanogaster* and *Phryne cincta*. — Chromosoma, 1978, v. 67, N 2, p. 219—232.
- Keyl H. G. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi*. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von *Ch. th. thummi* und die Cytologische Differenzierung der Subspezies *Ch. th. thummi* und *Ch. th. piger*. — Chromosoma, 1957, Bd. 8, H. 7, p. 739—756.
- Keyl H. G. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. I. Strukturabwandlungen an Speicheldrüsenchromosomen. — Chromosoma, 1961, Bd 12, H. 1, p. 26—47.
- Keyl H. G. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. — Chromosoma, 1962, Bd. 13, H. 4, p. 464—514.
- Keyl H-G. Duplikationen von Untereinheiten der Chromosomalen DNS während der Evolution von *Chironomus thummi*. — Chromosoma, 1965, Bd 17, H. 2, S. 139—180.
- Keyl H-G., Hägele K. B-Chromosomen bei *Chironomus*. — Chromosome, 1971, v. 35, N 4, S. 403—417.
- Keyl H. G., Keyl I. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. — Arch. Hydrobiol., 1959, Bd 56, H. 1, S. 43—57.
- Lindsley, Grell. Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 1968, N 627, p. 472.
- Martin J. Review of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). IV. The Karyosystematik of the Australis group in Australia. — Chromosoma, 1971, v. 35, N 4, p. 418—471.
- Martin J., Wülker W., Sublett J. Evolution cytology in the genus *Chironomus* Meig. — Stud. Nat. Sci., 1974, v. 1, N 12, p. 11—20.
- Mechelke F. Reversible Strukturmodifikationen der Speicheldrüsenchromosomen von *Acricotopus lucidus*. — Chromosoma, 1953, Bd 5, H. 5, S. 511—543.
- Pavan C., Breuer M. E. Polytene chromosomes in different tissues of *Rhynchosciara*. — J. Hered., 1952, v. 43, N 4, p. 152—157.
- Pavan C., Perodini A. L. P., Picard T. Changes in chromosomes and in development of cells of *Sciara ocellaris* induced by microsporidian infections. — Chromosoma, 1969, Bd 28, H. 3, p. 328—345.
- Painter T. S. Salivary chromosomes and the attack on the gene. — J. Hered., 1934, v. 25, N 4, p. 465—476.
- Pelling C. Ribonucleinsäure Synthese der Riesenchromosomen. Autoradiographische Untersuchungen an *Chironomus tentans*. — Chromosoma, 1964, Bd 15, H. 1, S. 71—122.
- Pelling C. Transcription in giant chromosomal puffs. In: Developmental studies on Giant chromosomes. Berlin, Heidelberg, N-Y, 1972, p. 87—99.
- Ribbert D. Relation of puffing to bristle and footpad differentiation in *Calliphora* and *Sarcophaga*. In: Developmental studies on giant chromosomes. Berlin, Heidelberg, N-Y, 1972, p. 153—179.



- Rodman T. C. The larval characteristics and salivary gland chromosomes of a tumorigenic strain of *Drosophila melanogaster*. — J. Morphol., 1964, v. 115, N 3, p. 419—446.
- Sokoloff S., Zacharias H. Functional significance of the changes in the shape of the polyten X chromosome in *Phryne*. — Chromosoma, 1977, v. 63, N 3, p. 359—384.
- Sorsa M., Sorsa V. Electron microscopic observations on interband fibrils in *Drosophila* salivary chromosomes. — Chromosoma, 1967, Bd 22, H. 1, p. 32—41.
- Sorsa M., Sorsa V. Electron microscopic mapping of salivary chromosome X in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 1973, v. 74, suppl. N 2, part 2, p. 262—262.
- Speiser Ch. Eine Hypothese über die funktionelle Organisation der Chromosomen Höherer Organismen. — Theoretical App. Genetics, 1974, v. 44, N 3, p. 97—99.
- Wolf E. B. Temperaturabhängige Allozyklie des polytänen X-Chromosoms in den Kernen der Somazellen von *Phryne cincta*. — Chromosoma, 1957, Bd 8, H. 4, p. 396—435.
- Wülker W., Martin J. Review of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). IV. Cytology of the matus complex. — Stu. Nat. Sci., 1974, v. 1, N 1, p. 1—21.

И. И. Кикнадзе, Н. А. Перов

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ КАРТИРОВАНИЕ  
ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ  
*CHIRONOMUS THUMMI*

Политенные хромосомы двукрылых широко используются в цитогенетических и молекулярно-генетических исследованиях для изучения функциональной организации интерфазных хромосом (Веерманн, 1962, 1972; Ashburner, 1972; Кикнадзе, 1973; Berendes, 1973; Гвоздев, 1968; Хесин, Лейбович, 1976). Они представляют также удобную модель для изучения популяционно-генетической и эволюционной характеристики видов (Martin et al., 1974; Rothfels et al., 1978; Чубарева, 1977). В любом из этих исследований основным критерием анализа политенных хромосом является их рисунок дисков, в котором оцениваются прежде всего число, морфология и порядок расположения дисков. Однако было показано (Berendes, 1970), что широко используемый метод давленных препаратов может в ряде случаев вызывать артефактное увеличение числа дисков. Это явление было обнаружено при сравнении светооптической и электронномикроскопической карты X-хромосомы у дрозофилы и связано оно с появлением в световом микроскопе так называемых дублетов после обработки препаратов уксусной кислотой на месте крупных одиночных дисков. Только 67% дисков, описанных Бриджесом (Bridges, 1938) на уровне светового микроскопа, смогли быть идентифицированы Берендесом на электроннограммах.

Кроме того, в электронном микроскопе удается выявить мелкие диски, не обнаруживаемые в световом микроскопе (Веерманн, 1962, 1972; Sorsa and Sorsa, 1973; Перов и др., 1975; Кикнадзе и др., 1976). Таких дисков обычно немного.

Помимо уточнения числа дисков, электронномикроскопический анализ позволяет более точно оценить размеры дисков и их морфологию. Так, было показано, что толщина самых крупных дисков не превышает 0,3—0,5 мкм, а наиболее часто встречающимися являются диски толщиной 0,12—0,2 мкм (Веерманн, 1972; Кикнадзе и др., 1976; Sass, 1978) тогда как ранее предполагалось существование дисков до 1 мкм толщиной (Веерманн, 1962).

К сожалению, до последнего времени существовало сравнительно мало данных о точном числе дисков и их морфологии у отдельных видов двукрылых, так же, как и о рисунке хромомер в хромосомах эукариота вообще (обзор Lima-de-Faria, 1975). В то же время развитие современных представлений о дисках политенных хромосом и хромомерах «ламповых щеток» как структурно-функциональных единицах организации генетического аппарата эукариот нуждается в получении как можно большего числа достоверных данных о числе и морфологии дисков и хромомер у близких и далеких видов.







Локус	Число дисков в световом микроскопе	Число дисков в электронном микроскопе	Локус	Число дисков в световом микроскопе	Число дисков в электронном микроскопе	Локус	Число дисков в световом микроскопе	Число дисков в электронном микроскопе
Дублеты: 2L:			E2d	2	2 (1)	1R:		
E4e	2	2	E1i	2	2	A4a	2	1
E3a	2	2 (1)	E1e	2	2 (1)	A4c	2	2 (1)
E3c	2	2	D4k	2	2 (1)	A4e	2	1
E3d	2	2 (1)	D4i	2	2	B4d	2	1
E3e	2	2 (1)	D1e	2	2	B4f	2	1
E2b	2	1	C6i	2	1	B4h	2	1

глыбки хроматина, на которые они распадаются, более мелкими. Существуют и такие состояния, когда часть диска имеет вид сплошной, другая — дискретный или точечный.

Около 37% исследованных дисков имело диаметр 0,05—0,1 мкм, 28% — 0,1—0,2 мкм, 17% — 0,2—0,3 мкм, 8% — 0,3—0,4 мкм, и 10% — 0,4—0,5 мкм. Т. е. мелкие диски встречаются в хромосомах *Ch. thummi* чаще, чем толстые.

**Хромосома I, правое плечо (IR, рис. 1, 2, 3).** Отличительными признаками правого плеча хромосомы I, обращающими на себя внимание как в световом, так и в электронном микроскопе, являются: крупный «колокол» (область A1-4), отделенный от остальной части плеча перетяжкой (область A4fgh(B1ab)); серии толстых плотных дисков в областях B1, B2, B4, C4; серии дисков малой толщины в области C1; очень крупная центромерная область (D1—D3) с увеличенным диаметром по сравнению с остальной частью хромосомы; большие пуффы (A3j, A2e с характерными пуффовыми гранулами (рис. 2)). Как видно из табл. и рис. 1, 2 определение числа дисков на электроннограммах близко к числу дисков в световом микроскопе и это совпадение лучше всего выявляется в областях с дисками среднего размера, например в A3bd (рис. 1, 2); дополнительные диски, очень небольшого размера выявлены в A3b и A4d; наибольшие сложности в подсчете числа дисков наблюдаются при анализе дублетов A3e, A4a, A4e, B4d, B4f, B4h. Они на серии срезов чаще всего выглядят как одиночные диски, но с крупными полостями. Тщательное сравнительное изучение наиболее характерных дублетов A1a, A4c, A4e (рис. 2) на электроннограммах, давленных препаратах и при прижизненном наблюдении с фазовым контрастом показывает, что двойственность их лучше всего выявляется при жизни. Это позволяет думать, что в подобного рода дублетах имеются очень маленькие междиски между двумя крупными дисками, которые маскируются при фиксации глутаровым альдегидом. Определение числа дисков затруднено также в области пуффов (рис. 2), и только сравнение разных стадий с разным состоянием пуффинга позволяет оценить из какого числа дисков развивается тот или иной пуфф. Весьма затруднен и подсчет дисков в центромере из-за «анастомозов» (рис. 1). Вообще, подсчет числа дисков лучше производить в поздней предкуколки (рис. 2а, б) из-за более четкой выраженности микродисков.

**Хромосома I, левое плечо (IL, рис. 3)** характеризуется присутствием серии крупных дисков в областях E3, F2g-j, F4efg; сериями мелких дисков F1e-h, G2aj; крупным пуффом G1h-k (сложный пуфф, включающий около 6 дисков); и пуффами F4h, F4j, F4l. Можно специально отметить на электроннограмме область E3, где благодаря удачно проведенному срезу четко выявляется двойственность крупных электронно-

плотных дисков E3a, E3k, l, n, тогда как четкий маркер IL дублет F1d виден как двойной только в отдельных участках. И лишь при изучении большой серии срезов удается установить присутствие двух дисков в данной области. В области F4e-g отчетливо видны «анастомозы» между дисками. Интересно отметить, что ряд крупных дисков имеет вид дискретных (например, F2e, F3i, F4i), хотя, как правило, такие диски являются сплошными.

Характерный вид имеет теломера (рис. 1, 2, 3). Она представлена крупным электронно-плотным диском, обычно разделенным на отдельные. В центре этих отдельностей наблюдается специфический слабоэлектронно-плотный материал. При более крупном увеличении теломера видна на рис. 2.

**Хромосома II, правое плечо (IIR, рис. 4, 5, табл.).** В IIR несколько участков оказались весьма интересными при электронномикроскопическом исследовании. Так, в области перетяжки (A2cdef) обнаружено несколько дополнительных дисков, не выявленных в световом микроскопе (рис. 4, 5б, табл.). Эти дополнительные диски в A2d и A2e указаны стрелками на рис. 6б. Весьма характерными для IIR являются пуффы A3b (личиной) и A3e (метаморфозной). Разные состояния этих локусов хромосом в пуффированном и не пуффированном состоянии видны на рис. 4 и 5а. Интересны также изменения A1e и B1c на разных стадиях развития, связанные с пуффингом.

В B3c e Баумлайн и Вобус (Baumlein, Wobus, 1976) локализовали гены 5 РНК, однако в этой области не было обнаружено крупного пуффа (рис. 4, 5а, в). Диски B3e (2 диска) среднего размера, дискретные; но довольно электронно-плотные; диски B3d (2 диска) более рыхлые, вокруг глыбок хроматина видны пуффовые гранулы, хотя они не являются столь многочисленными, как в других пуффах.

Весьма характерной для IIR является область B4a-p. Она обычно утолщена, в ней долго сохраняется меандер, и у личинки развивается так называемый «темный» пуфф B4c; в световом микроскопе он выглядит, как толстый разрыхленный диск. На электроннограммах B4c представлен дискретным электронно-плотным диском. Вокруг отдельностей обнаруживаются многочисленные пуффовые гранулы.

**Хромосома II, левое плечо (IIL, рис. 6, 7, табл.).** Отличительными чертами 2 являются грушевидный конец (F2a-o); перетяжка F1a-d с серией мелких дисков; комплексы плотных дисков E3a-e, E2a-d, E1e-i, D3a, D1d; область тонких дисков C5-C6; пуффы E2c («темный» пуфф), E3f, D2d (метаморфозный пуфф), D4d.2l оказалась весьма удобной для подсчета дисков. На рис. 7а и 7б представлена структура крупных, мелких, двойных дисков, междисков и пуффов. Отчетливо видны неровные края дисков, полости в дублетах, пуффовые гранулы в пуффах. Интересно отметить, что в пуффах сохраняются плотные участки хроматина: они крупные в «темных» пуффах (E2c) и маленькие в больших, интенсивно развитых пуффах (E3). На рис. 6 отчетливо видна теломера.

**Хромосома III, правое плечо (IIIR, рис. 8а, б).** IIIR является коротким плечом неравноплечей хромосомы III. Для него характерно присутствие большого числа крупных электронно-плотных дисков. Практически в каждом из пяти подразделений секции A и двух подразделений секции B, входящих в состав короткого плеча, находятся серии толстых дисков. Поэтому картирование IIIR сильно затруднено. На рис. 8а, б видно какие тесно «анастомозирующие» комплексы толстых дисков образуются в A1, A2, A3, A4, A5. Для картирования этих участков нужны серии срезов. Особый интерес представляет диск A2i. Его структуру, также как и выше упоминавшегося диска II-B4c, не удается понять из светооптических наблюдений: в 3-м и начале 4-го возраста они образуют довольно крупные пуффы, но эти пуффы как бы сохра-



няют форму диска и довольно высокую плотность. На электроннограмме (рис. 8а) видно, что А2i состоит из большого числа отдельностей хроматина с высокой электронной плотностью. Т. е. А2i представляет собой диск с особой характеристикой состояния хроматина.

Весьма характерен для IIIR пуфф А5с (рис. 8б); в нем видны многочисленные пуффовые гранулы. Его ограничивает с одной стороны двойной диск А5b (рис. 8б). Он представляет собой типичный дискретный диск.

**Хромосома III, левое плечо (III<sub>L</sub>, рис. 9, табл.).** Электронномикроскопическая карта этого плеча подробно описана ранее (Кикнадзе и др., 1976). Отметим здесь лишь ряд дополнительных характеристик. На рис. 9 видно место эктопического спаривания диска D3f с дисками C1e. Следует отметить, что эктопическое спаривание встречается у *Ch. thummi* довольно редко. Также как и в других хромосомах, в хромосоме III четко выделяется центромерный район увеличенными размерами, высокой электронной плотностью, образованием «анастомозов» между дисками (рис. 9). Своеобразную структуру имеет диск В3h. Он выявляется как одинарный в одних срезах или как двойной с полостями, на других. У предкуколки преобладает второе состояние. Кейл (1965) описывал для этого диска особый тип изменения: в его центральной части может образовываться пуфф у определенной части личинок из популяции. Детальное онтогенетическое изучение состояния этого диска и особенности его поведения под влиянием актиномицина Д. позволили нам заключить, что в данной области имеется 2 плотных диска с центрально расположенным тонким диском, находящимся в состоянии слабого пуффинга. На рис. 9 достаточно четко видны особенности структуры теломерного района.

**Хромосома IV (рис. 10а, б) у *Ch. thummi*** несет ядрышко, 2 кольца Бальбиани в основной доле и 3 кольца Бальбиани в специфической доле. Кольца Бальбиани 1 и 2 характеризуются присутствием крупных гранул 500—600 Å в диаметре. Около КБ2 у предкуколки развивается крупный пуфф Вb, рядом с ним виден пуфф Ва (рис. 10а). Ядрышко-организатор не выявляется на электроннограммах личинки, но может быть отчетливо виден у предкуколки в виде плотного хроматина, чередующегося с менее плотными участками (рис. 10а). Около теломерного конца в этот период развивается очень крупный пуфф Е2bc (рис. 10б). На рис. 10б видно состояние теломерного хроматина: в нем есть участки плотного хроматина и рыхлого хроматина; в области последнего наблюдаются крупные пуффовые глобулы. Центромера состоит из плотного хроматина.

Электронномикроскопическое исследование политенных хромосом *Ch. thummi* позволило уточнить число дисков и получить более четкое представление о морфологии многих дисков и пуффов. Было обнаружено небольшое число мелких дополнительных дисков, (около 12%) плохо различимых в световой микроскоп. Они, как правило, имеют вид тонких точечных дисков. Междиски при использованном методе электронномикроскопического анализа очень маленькие — 0,05—0,15 мкм. В более крупных междисках III-B4a, IID4j, III-C4b, IIIC4d, описанных Хегелем (Hägele, 1970) обнаружены дополнительные точечные диски в состоянии слабого пуффинга (наличие вокруг глыбок хроматина пуффовых гранул) (Кикнадзе и др., 1976).

Несмотря на значительные трудности в определении числа дисков в тех областях, где присутствуют толстые электронно-плотные диски с неровными краями, в настоящей работе показано, что у хирономуса нет большого расхождения в числе дисков, обнаруживаемых под световым и электронным микроскопом, в противоположность тому, что наблюдается у дрозофилы (Bergendes, 1970, Sauga, Sorsa, 1978). Возможно это связано с очень тщательным составлением светооптической

карты у *Ch. thummi* (Hägele, 1970, а также тем, что у хирономуса сравнительно мало дисков-дублетов.

Большое значение имеют электронномикроскопические исследования для оценки функционального состояния генетически интересных локусов и их цитохимической характеристики. В настоящей работе показано, что область II-B3e, где локализованы 5S гены (Baumlein, Wobus, 1976), содержит небольшой пуфф с пуффовыми гранулами, сосредоточенными вокруг глыбок плотного хроматина. У дрозофилы в области локализации 5S генов также была обнаружена слабая пуффовая активность (Sorsa, 1973). В последние годы детально исследуется ультраструктура ряда дисков при цитогенетических анализах (Sorsa et al., 1973).

Следует в заключение подчеркнуть, что электронномикроскопическое картирование необходимо постоянно сочетать с тщательным картированием хромосом на давленных препаратах, и что особенно важно, с прижизненным изучением рисунка дисков в фазовом контрасте. Только при сочетании трех этих подходов удается в ряде случаев решить вопрос об истинном числе дисков в той или иной области политенных хромосом.

Вообще, как уже указывалось во введении тщательный анализ числа дисков в политенных хромосомах как можно большего числа видов может иметь существенное значение для понимания организации генетического аппарата и его эволюционных преобразований у двукрылых.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гвоздев В. А. Регуляция действия генов у *Drosophila melanogaster*. — Усп. совр. биол., 1968, т. 65, вып. 3, с. 398—423.
- Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. М.—Л., 1972, 211 с.
- Кикнадзе И. И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. 1. Пуффинг в хромосоме IV. — Цитология, 1976, т. 18, № 11, с. 1322—1329.
- Кикнадзе И. И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. 2. Пуффинг в хромосомах I, II, III. — Цитология, 1978, т. 20, № 5, с. 514—521.
- Кикнадзе И. И., Перов Н. А., Ченцов Ю. С. (Kiknadze I. I., Perov N. A., Chentsov Yu. Electron microscopic studies on the polytene chromosomes of *Chironomus thummi* salivary glands. — Chromosoma, 1976, 55, 2, 91—103.
- Перов Н. А., Ченцов Ю. С. Электронномикроскопическое изучение политенных хромосом слюнных желез личинок *Chironomus plumosus*. — ДАН СССР, 1971, т. 196, № 6, с. 1452—1456.
- Перов Н. А., Кикнадзе И. И., Ченцов Ю. С. Ультраструктурная организация политенных хромосом слюнных желез *Chironomus thummi*. — Цитология, 1975, т. 17, № 4, с. 390—397.
- Хесин Р. Б., Лейбович Б. А. Структура хромосом, гистоны и активность генов у дрозофилы. — Молек. биология, 1976, т. 10, вып. 1, с. 3—34.
- Чубарева Л. А. Характеристика кариотипических признаков плезиоморфных видов мошек и предполагаемые пути эволюции кариотипов семейства Simuliidae. — Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 10, с. 1492—1501.
- Ashburner M. Puffing pattern in *Drosophila melanogaster* and related species. — In: Development Studies on Giant Chromosomes. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 1972, p. 101—151.
- Baumlein H., Wobus U. Chromosomal localization of ribosomal 5s RNA genes in *Chironomus thummi* by in situ hybridization of iodinated 5S RNA. — Chromosoma, 1976, v. 57, N 4, p. 199—204.
- Beermann W. Riesenchromosomen. In: Protoplasmatologia. Springer. Verlag, Berlin—Heidelberg—New York. 1962, Bd 6D, 161 S.
- Beermann W. Chromomere and genes. In: Results and Problems in Cell Differentiation, 4: 1—33. Springer Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 1972.
- Bergendes H. D. Polytene chromosome structure at the submicroscopic level. 1. A map of region X, 1—4E of *Drosophila melanogaster*. Chromosoma, 1970, v. 29, N 1, p. 118—130.
- Bergendes H. D. Synthetic activity of polytene chromosomes. Int. Rev. Cytology, 1973, v. 35, p. 61—116.
- Bridges S. B. A revised map of the salivary gland X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. — J. Hered., 1938, v. 29, N 1, p. 11—13.



- Hagele K. DNS-Replikationmuster der Speicheldrüsen-Chromosomen von Chironomiden. — Chromosoma, 1970, Bd 31, H. 1, S. 91—138.
- Keyl H. G. Duplikation von Untereinheiten der chromosomalen DNS während der Evolution von *Chironomus thummi*. — Chromosoma, 1965, Bd 17, H. 2, S. 139—180.
- Lima-de-Faria A. The relation between chromosomes, replicons, operons, transcription units, genes, viruses and palindroms. — Hereditas, 1975, Bd 81, N 2, p. 249—284.
- Martin J., Wulker W., Sublette I. E. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meigen. In: Studies in Naturel Sciences, 1974, v. 12, N 10—12, p. 1—12.
- Rothfels K., Feraday R., Kapens A. A cytological description of sibling species of *Simulium* Davies (Diptera). — Canad. J. Zool., 1978, v. 56, N 5, p. 1110—1128.
- Sass H. Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Balbianiringe von *Chironomus tentans*. — Dissertation, Eberhard-Kars-Universität, Tübingen. 1978.
- Saura A. O., Sorsa V. V. Electron microscopic mapping of 11L of *Drosophila melanogaster*. — Intern. Congr. Genetics, Abstract, 1978, v. 1, p. 53.
- Sorsa M. Ultrastructure of the polytene chromosome in *Drosophila melanogaster* with special reference electron microscopic mapping of chromosome 3R. — Suomalais. tiedekat. toimituks. Ser. A. IV, 151, p. 18.
- Sorsa M., Sorsa V. Electron microscopic mapping of salivary chromosome X in *Drosophila melanogaster*. — Hereditas, 1973, Bd 74, N 2, p. 262.
- Sorsa V. Ultrastructure of the 5S RNA locus in salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster*. — Hereditas, 1973, Bd 74, N 2, p. 297—301.
- Sorsa V., Green M. M., Beermann W. Cytogenetic fine structure and chromosomal localisation of white gene in *Drosophila melanogaster*. — Nature, 1973, New Biology, 1973, v. 245, N 141, p. 34—37.
- Wulker W., Gotz G. Die Verwendung des Imaginalscheiben zur Bestimmung des Entwicklungszustand von *Chironomus*-Larven. — Zeitschr. Morph. Tiere, 1968, v. 62, p. 363—388.

Ф. Л. Максимова

## ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* L.

### Введение

Хромосомный полиморфизм, характерный для природных популяций многих видов двукрылых насекомых, широко распространен и у представителей рода *Chironomus*. Согласно Кейлу (Keyl, 1962), основные пути эволюции данного рода хирономид связаны с реципрокными транслокациями целых плеч хромосом. Массовые в природе виды *Chironomus tentans* и *Chironomus pallidivittatus* отличаются высоким уровнем полиморфизма по парацентрическим инверсиям (Веерман, 1953; Acton, 1957a, 1957b, 1958, 1959, 1962, 1965). Кариотипическое изучение еще одного повсеместно встречающегося в природе вида *Chironomus plumosus* также свидетельствует о значительной гетерозиготности природных популяций хирономид (Бухтеева, 1974; Беянина, 1976; Максимова, 1976). Кроме того, при сопоставлении особенностей тонкой структуры политенных хромосом у личинок данного вида из разных природных популяций обнаружены и некоторые отличия в рисунке дисков определенных участков хромосом гомозиготного ядра (Максимова, 1976, 1977).

Однако сравнительный анализ кариотипов данного вида в настоящее время затруднителен из-за отсутствия стандартной системы картирования хромосом. В виду того, что изучение морфологических и структурных характеристик политенных хромосом личинок *Ch. plumosus* важно в практическом отношении для проведения цитодиагностики последних, возникла необходимость на основе стандартных цитологических карт изучить изменчивость кариотипической структуры данного вида в его ареале и попытаться выяснить причины ее возникновения. В результате проведенного с этой целью исследования в разных точках ареала были выявлены характерные для каждой популяции инверсии и отмечено распространение и частотное распределение по ареалу инверсионных генотипов. Итоги проделанной работы приведены в данном сообщении.

### Материал и методика

Личинки хирономид были собраны в течение 1974—1976 годов в следующих водоемах Советского Союза:

- 1) озеро пос. Усть-Ижора на окраине Ленинграда (июнь 1975 г.);
- 2) озеро Осыно Псковской области (март 1975 г.);
- 3) Куршский залив Калининградской области (июнь 1975 г.);
- 4) озеро Выртс-Ярв Эстонской ССР (октябрь 1974 г.);



- 5) русло Волги в районе Ивановского водохранилища (июнь 1976 г.);
- 6) русло Волги в районе Рыбинского водохранилища (июнь 1974 г.);
- 7) Кубенское озеро Вологодской области (июль 1976 г.);
- 8) русло Дона в районе Цимлянского водохранилища (июнь 1975 г.);
- 9) сливной пруд в окрестностях г. Омска (июль 1975 г.);
- 10) озеро Чингай
- 11) озеро Коларовское
- 12) пруд в окрестностях Новосибирска (июнь 1975 г.).

Живой материал на месте сбора фиксирован смесью 96% спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1). Видовую принадлежность личинок определяли по энтомологическим препаратам головной капсулы в сочетании с формой брюшных придатков (Линевиц и Ербаева, 1971). Всего было исследовано 464 личинки.

Кариотипическая структура вида изучена на политенных хромосомах клеток слюнных желез личинок IV возраста. Изолированные железы окрашивали 1% раствором пропионо-орсеином в течение 3—5 минут, а затем дифференцировали 45% уксусной кислотой. Приготавливали как временные, так и постоянные давленные препараты политенных хромосом. Хромосомы и их плечи относительно центромерных районов обозначены по Кейлу (Keyl, 1962): хромосома I — плечи IA и IB; хромосома II — плечи IID и IIC; хромосома III — плечи IIIE и IIIF; хромосома IV — плечо G. Каждая хромосома по основным дискам-маркерам разделена на секции. Инверсии обозначены общераспространенным индексом *I* с указанием номера хромосомы, ее плеча, порядкового номера инверсии в хромосоме, считая от ее дистального конца. В скобках указаны отделы, по которым проходят границы инверсионных разрывов. В каждой популяции отмечены как гетеро- так и гомозиготные инверсии. Генотипы с гетерозиготными инверсиями представлены в виде дроби, где в числителе показана последовательность дисков в одном гомологе, а в знаменателе — в другом. Гомозиготные по инверсиям генотипы обозначены дробью, где числитель и знаменатель одинаковые. Частота встречаемости инверсионных генотипов определена в процентах от общего количества личинок в выборке. Для исключения сезонных изменений частота встречаемости инверсионных генотипов высчитывалась только для выборок, собранных летом. В выборках, собранных в другие месяцы года, было зафиксировано только наличие или отсутствие того или иного генотипа.

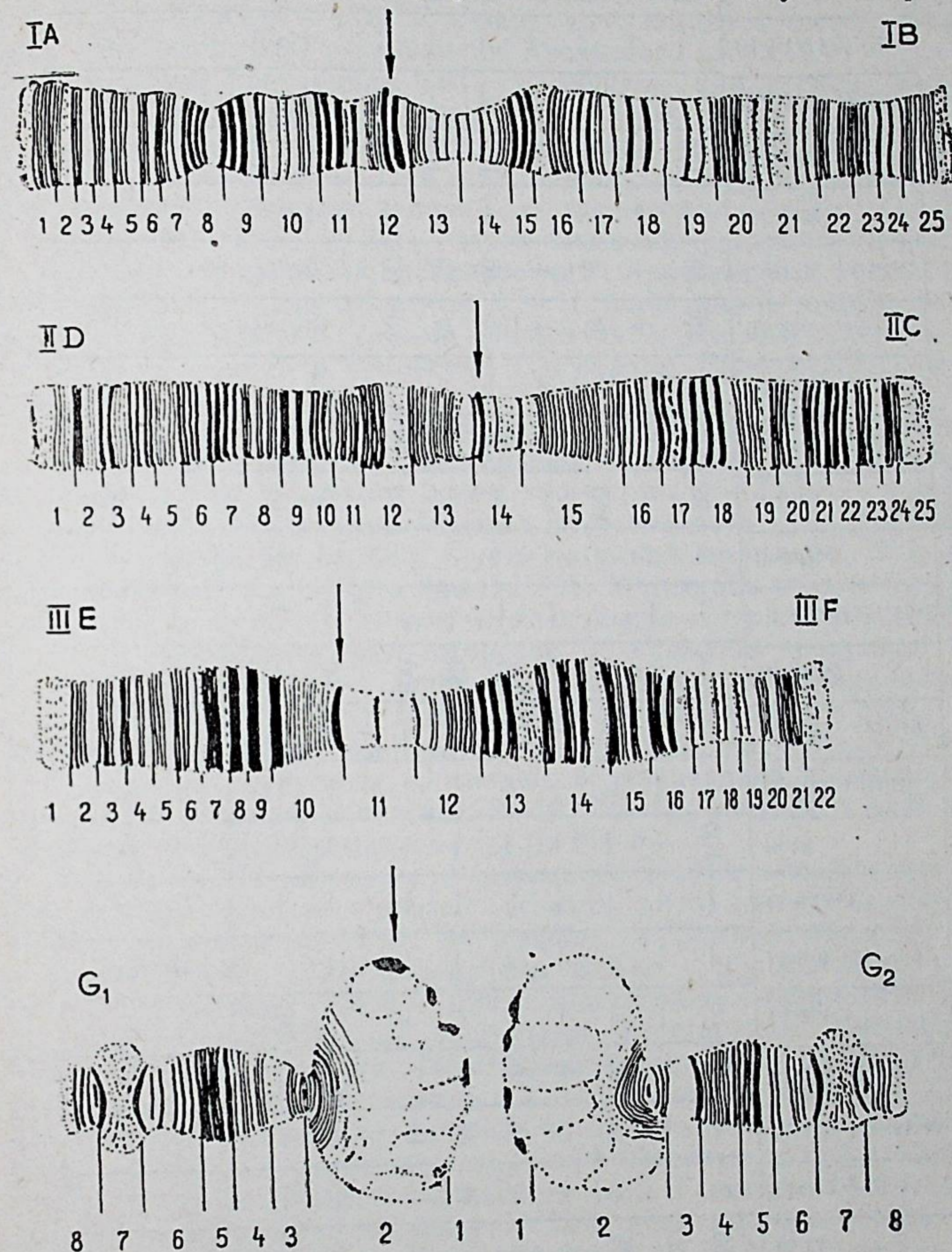
### Экспериментальная часть

Политенные хромосомы личинок *Chironomus plumosus* L. по сравнению с другими представителями Diptera отличаются менее четкой дисковой структурой некоторых участков и значительной сблоченностью дисков. Это обстоятельство сильно затрудняет идентификацию отдельных районов хромосом у личинок в разных точках ареала.

Для каждой изученной популяции личинок *Chironomus plumosus* были составлены детальные цитологические карты хромосом. За стандарт в настоящем исследовании были приняты хромосомные карты личинок *Ch. plumosus* летней выборки усть-ижорской природной популяции, фотокарты которых опубликованы ранее (Максимова, 1976). Рисованные цитологические карты политенных хромосом личинок *Ch. plumosus* приняты за стандарт, представлены на рисунке. Сравнительный анализ хромосомных карт всех изученных популяций выявил

значительную изменчивость хромосомной структуры данного вида хирономид в ареале.

Хромосома IV, по которой ведется цитодиагностика видов рода *Chironomus* (Keyl und Keyl, 1959), у личинок *Ch. plumosus* всех исследованных европейских популяций, представлена в виде двух неспаренных



Цитологические карты политенных хромосом клеток слюнных желез личинок *Chironomus plumosus*.

*N* — ядрышко, *Br* — кольцо Бальбиани.

гомологов с терминально расположенным ядрышком и, на противоположном ему конце, одним кольцом Бальбиани. В отличие от этого, у личинок омской популяции наблюдается частичное соединение гомологов в области ядрышкового организатора. Структура хромосомы IV в области ядрышкового организатора резко отличается от описанной выше. Гомологи плеча тесно сконъюгированы на  $1/3$  своей длины. Кольцо Бальбиани в обычном для данного вида локусе почти не функционирует, а в дополнение к нему на разошедшихся гомологах четко выделяются еще два кольца.







зиготами IB-2/IB-2: у 16% личинок новосибирской популяции форма IB/IB, а у 84% — форма IB-2/IB-2. Гетерозиготные генотипы IB-2/IB в данной выборке не обнаружены. Структура длинного плеча хромосомы I омской популяции сильно отличается от стандартного. Скорее всего, в инвертированной по отношению к стандарту последовательности IB-2 произошла вторичная перекрывающаяся инверсия отделов 20-24, в результате которой и возникла форма IB-3. У двух личинок данной выборки в плече IB выявлены и гетерозиготные перестройки. Однако их точные границы из-за слияния многих дисков в сплошной гетерохроматиновый блок установить не удалось.

Хромосома II личинок всех изученных популяций отличается, прежде всего, высоким уровнем гетерозиготности. Плечо IID во всех популяциях маркируется гетерозиготной инверсией IID-1 (4-6), а плечо IIC — гетерозиготной инверсией IIC-1 (16-22). В то время, как уровень гетерозиготности плеча IID у личинок большинства популяций различается незначительно, гетерозиготность плеча IIC колеблется по ареалу от 4% в Новосибирской области до 50% в Ленинградской. В западных районах обнаружены только стандартные гомозиготы плеча IIC-IIC/IIC, а за Уралом появляются и инверсионные гомозиготы IIC-1/IIC-1 (6% в омской популяции и 77% в новосибирской).

В хромосоме III инверсионные перестройки обнаружены, во-первых, не во всех популяциях, а во-вторых, при невысокой частоте встречаемости (см. табл.). Отличительным признаком плеча IIIЕ является сильное нарушение соматической конъюгации при сохранении одинаковой последовательности дисков в обоих гомологах.

### Обсуждение результатов

*Ch. plumosus* относится к широко распространенным по всей Голарктике видам хирономид и отличается эвритермностью, эвриоксибионтностью и эврибатностью (Шилова, 1976). В пределах ареала этого вида сильно меняются условия и сроки зимовки, значительно колеблется число летних генераций (от 1—2 на севере до 5—6 на юге) (Боруцкий, 1963). Все это свидетельствует о том, что данный вид хирономид отличается широкой пластичностью.

Анализ хромосомной структуры исследованных популяций личинок *Ch. plumosus* показал, что в генетической системе этого вида большое место принадлежит инверсионным генокомплексам. Исходя из адаптивной природы инверсионного полиморфизма, можно предположить, что в основе характерной для вида пластичности лежит структурная изменчивость генотипа (Дубинин и Тиняков, 1947; Dobzhansky, 1958; Чубарева, 1974 и др.).

По современным представлениям, разные инверсии обладают различными экологическими оптимумами (Дубинин, 1966), вследствие чего особи с хромосомами с разным порядком генов по-разному приспосабливаются к условиям существования. Создаваемое таким образом разнообразие генотипов является генетическим резервом вида и способствует его адаптации к условиям обитания (Майр, 1974; Dobzhansky, 1951). Вследствие этого в центральных популяциях ареала, где имеется большое количество экологических ниш, у большинства видов двукрылых насекомых наблюдается более высокий уровень гетерозиготности по сравнению с периферическими популяциями, где условия обитания узко специализированы (Dobzhansky, 1957; Goldshmidt, 1958). Детальное исследование инверсионного полиморфизма природных популяций *Ch. plumosus* показало, что наибольшая гетероморфность свойственна выборкам из центральных районов Европейской части Союза. Очевидно именно здесь, на территории СССР, располагается центр ареала данного вида хирономид.

У личинок изученных популяций гетерозиготные инверсии сосредоточены в разных хромосомах, что увеличивает адаптивные свойства популяций (Щербаков, 1968). Картирование границ инвертированных участков хромосом кариотипов из разных природных популяций установило точное соответствие точек инверсионных разломов. Это можно рассматривать как результат одноразовости возникновения хромосомных перестроек с точки зрения монофилетического происхождения инверсий (White, 1968). Подобная картина отмечается и для кулицид (Стегний и др., 1976). Группировка инверсий в определенных участках хромосомы I и хромосомы II свидетельствует о неслучайном распределении точек разломов в геноме, что установлено и для других двукрылых (Novitsky, 1946; Acton, 1955; Rothfels, Fairlie, 1957; Петрова, 1974).

Изучение распространения по ареалу общих для всех популяций инверсий, сконцентрированных в хромосомах I и II, показало, что 3 из них (IIA-2, IIB-2 и IIC-1) обнаруживают клинальную изменчивость. Клины, как известно, являются результатом влияния, с одной стороны, отбора, благодаря которому каждая популяция приспособлена к локальной среде обитания, и с другой — потока генов между популяциями, способствующего идентификации популяции одного вида (Майр, 1974). Направление клин по инверсиям с запада на восток указывает на корреляцию с климатическими факторами, также изменяющимися в долготном направлении. В каждой местности селективной ценностью обладает какая-то определенная последовательность генов. Так, в условиях более мягкого климата Ленинградской области более адаптивно выгодны, по-видимому, генотипы IB/IB и IIC/IIC. Они преобладают и в северной Германии (Keyl, Keyl, 1959). По мере увеличения континентальности климата генотипы IB/IB и IID/IID через обширную зону гетерозиготности замещаются инверсионными гомозиготами IB-2/IB-2 и IID-1/IID-1. Личинки с генотипом IB-2/IB-2, очевидно, более приспособлены и к суровому климату Восточной Сибири (согласно фотокартам в статье Бухтеевой (1974)).

Направленность клин инверсий плеча IA также изменяется с запада на восток, причем с увеличением континентальности климата гомозиготные генотипы IA/IA замещаются инверсионными генотипами IA-2/IA-2, а последние — генотипами IA-3/IA-3. В последовательности плеча IA еще Кейлом было выделено три формы: *plumosus I*, *plumosus Ia* и *plumosus II*, которые в северной Германии встречаются как в гомо- так и в гетерозиготном состоянии в любых сочетаниях (Keyl, 1962). При сравнении фотографий из работы Кейла (Keyl, 1962) с фотокартами хромосом исследованных нами популяций установлено, что последовательность *plumosus II* соответствует форме IA/IA, а *plumosus I* — форме IA-2/IA-2. Последовательность *plumosus Ia* выявлена на территории СССР только в гетерозиготном состоянии — IA-1'(2-10.9.8)/IA. О существовании гомозиготной последовательности IA-3/IA-3 Кейлом не упоминается, и, по всей вероятности, в Германии она не встречается. Эта последовательность обнаружена только у личинок сибирских популяций и обозначена нами как *plumosus III*. Таким образом, географическое распределение генных комплексов по инверсиям IIA-2, IIB-2 и IIC-1 вызывается разнонаправленным отбором инверсионных гомозигот в различных эколого-климатических условиях, что подтверждает гипотезу о селективном доминировании определенных гомозигот в специфических условиях периферических популяций (Майр, 1974). Отсутствие гетерозигот IA-3/IA показывало несовместимость стандартной последовательности IA/IA с последовательностью IA-3/IA-3, возникшей в результате вторичной перестройки. Возможно, что в этом случае в ходе мейоза создаются трудности при кроссинговере, что препятствует совместимости данных форм плеча IA.



В целом, кариотипическое исследование природных популяций *Ch. plumosus* показывает, что одним из механизмов адаптивной пластичности данного вида хирономид является инверсионный полиморфизм. В распространении обнаруженных инверсионных генокомплексов можно выделить несколько зон.

1. Центральные районы Европейской части СССР, где преобладают гомозиготы IA/IA, IB-2/IB-2 и IIC/IIC и отмечается высокий уровень гетерозиготности по инверсиям IIA-2, IIB-2 и IIID-1.

2. Западные районы с гомозиготами IB/IB, IA/IA и IID/IID. Уровень гетерозиготности несколько ниже, чем в центральных районах.

3. Средне-сибирская зона — с гомозиготами IA-2/IA-2 и IB-3/IB-3. Степень гетерозиготности ниже, чем в европейских популяциях.

4. Восточно-сибирские районы — с гомозиготами IA-3/IA-3 и отличной от всех других популяций личинок структурой хромосомы IV. Уровень гетерозиготности невысокий.

Все это подчеркивает внутривидовую изменчивость кариотипа *Ch. plumosus*. При этом различия между выделенными генокомплексами настолько значительны, что можно предполагать, что внутри данного вида хирономид существует несколько кариотипических рас. Как известно, у близкородственного вида *Ch. tentans* выделено 4 кариотипические расы, которые между собой отличаются, прежде всего, показателями инверсионного полиморфизма (Acton et al., 1971). В целом, исследование инверсионного полиморфизма природных популяций личинок *Ch. plumosus* позволяет предполагать, что данный вид хирономид не только полиморфный, но и политипический.

В заключение автор приносит благодарность участникам школы-семинара по гидробиологии в Новороссийске (сентябрь 1975 г.), пригласивших личинок *Ch. plumosus* для кариологического анализа, а также Н. А. Петровой за ценные замечания при обсуждении данной статьи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бухтеева Н. М. Характеристика кариотипа и инверсионного полиморфизма *Chironomus plumosus* из Восточной Сибири. — Цитология, 1974, т. 16, № 3, с. 358—361.
- Белянина С. И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* из различных частей ареала. I. Кариотипическая структура популяций из Волги у Саратова и Ярославля и из Оби у Новосибирска. — Цитология, 1976, т. 18, № 6, с. 712—717.
- Боруцкий Е. В. Вылеты *Chironomidae* континентальных водоемов различных климатических поясов, как фактор обеспеченности рыб пищей. — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 2, с. 233—247.
- Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида *Drosophila funebris*. — ДАН СССР, 1947, т. 56, № 9, с. 965—967.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966, 473 с.
- Линевич А. А., Ербаева Э. А. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья. — Изв. биолого-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те, 1971, т. 25, с. 127—190.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974, 460 с.
- Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* усть-ижорской природной популяции Ленинградской области. — Цитология, 1976, т. 18, № 6, с. 1264—1269.
- Максимова Ф. Л. О хромосомном полиморфизме *Chironomus plumosus*. — Цитология, 1977, т. 19, № 1, с. 125—128.
- Петрова Н. А. Инверсионный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек. — Генетика, 1974, т. 10, № 1, с. 80—90.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. и др. Инверсионный полиморфизм комара *Anopheles messeae*. — Генетика, 1976, т. 12, № 4, с. 47—55.
- Чубарева Л. А. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых. — Цитология, 1974, т. 16, № 3, с. 267—280.
- Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976, 251 с.
- Щербаков Е. С. О разнохромосомном размещении гетерозиготных инверсий, как механизме повышения адаптации популяций. — Генетика, 1968, т. 4, № 6, с. 182—183.

- Acton A. B. Larval groups in the subgenus *Chironomus* Meigen. — Arch. Hydrobiol., 1955, Bd 50, H. 1, p. 64—75.
- Acton A. B. Chromosome inversions in natural populations of *Chironomus tentans*. — J. Genetics, 1957, v. 55, N 1, p. 61—94.
- Acton A. B. Chromosomal inversions in natural populations of *Chironomus tentans*. — J. Genetics, 1957a, v. 55, N 2, p. 266—275.
- Acton A. B. A cytological comparison of Nearctic and Palearctic representatives of *Chironomus tentans*. — Proc. Lin. Soc. London, 1958, v. 169, N 1—2, p. 129—131.
- Acton A. B. A study of the differences between widely separated populations of *Chironomus tentans*. — Proc. of the Royal Soc., 1959, Ser. B, v. 151, p. 277—296.
- Acton A. B. Incipient taxonomic divergence in *Chironomus*. — Evolution, 1962, v. 16, N 3—4, p. 330—338.
- Acton A. B. *Chironomus tentans*; the giant chromosomes and taxonomic divergence. — 12th Internat. Congr. of entomol. Proc., 1965, p. 245.
- Acton A. B., Scudder G. The Zoogeography and Races of *Chironomus tentans*. — Limnologica (Berlin), 1971, Bd 8, H. 1, S. 83—87.
- Beerman W. Chromosomenpolimorphismus und Bastardierung zweier *Chironomus* Arten. — Zool. Anz., 1953, v. 17, N 2, S. 290—295.
- Goldshmidt E. Polymorphism and coadaptation in natural population of *Drosophila subobscura*. — In: Proc. X Intern. Congr. entomol.; 1958, v. 2, p. 821—826.
- Dobzhansky Th. Genetics and Origin of Species. 3d ed., rev. Columbia, N. Y., 1951, p.
- Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XXVI. Chromosomal variability in island and continental populations of *Drosophila willistoni* from Central America and the West Indies. — Evolution, 1957, v. 11, N 1—2, p. 280—293.
- Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XXVII. The genetic changes in populations of *Drosophila melanogaster* in American South West. — Evolution, 1958, v. 12, N 5—6, p. 485—501.
- Keyl H., Keyl I. Die Cytologische Diagnostik der Chironomiden. — Arch. Hydrobiol., 1959, Bd 56, H. 1—2, S. 43—57.
- Keyl H. Chromosomenentwicklung bei Chironomus. II Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. — Chromosoma, 1962, Bd 13, H. 4, S. 464—514.
- Novitsky E. Chromosome variation in *Drosophila athabasca*. — J. Genetics, 1946, v. 31, N 5—6, p. 508—524.
- Rothfels K., Fairlie T. The non-random distribution of inversion breaks in the midge *Tendipes decorus*. — Canad. J. Zool., v. 35, N 1, p. 1—16.
- White M. Models of Speciation. — Science, 1968, v. 159, N 3819, p. 1065—1070.



Ю. М. Новиков

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНВЕРСИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ  
МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА *ANOPHELES MESSEAE* (FALL.),  
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЕГО КАРИОФОНДА И МЕХАНИЗМЫ  
ПОДДЕРЖАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО  
ГОМЕОСТАЗИСА**

**Введение**

Цитогенетическое исследование природных популяций *Anopheles messeae* Fall. показало, что виду свойствен хромосомный полиморфизм (Кабанова и др., 1972; Стегний и др., 1976, а). Выявлены закономерности в распространении инверсий по видовому ареалу (Стегний и др., 1976, б). Установлено, что широко распространенными являются инверсии IL1, IL2, IIR1, IIIR1, IIIIL1, локализованные во всех трех хромосомах, кроме того, имеется целый ряд эндемичных и редких инверсий (Стегний и др., 1976, а). Инверсии, распространенные широко, встречаются как в гетеро- так и в гомозиготной форме. Вследствие этого, каждое хромосомное плечо, заключающее инверсию, имеет три варианта: стандартную последовательность, гетеро- и гомозиготу по инверсии. Обозначения вариантов приняты аналогичными следующему по инверсии IIR1 : IIR/IIR — стандартное хромосомное плечо, IIR/IIR1 и IIR1/IIR1 — инверсионные гетеро- и гомозигота. Совокупность вариантов всех хромосом составляет кариофонд или кариопул вида (эндемичные и редкие инверсии не рассматриваются). Кариофонд вида включает 6 вариантов хромосомы I (половой, — следовательно, самцы имеют лишь 3 варианта этой хромосомы), 3 варианта хромосомы II и 9 вариантов хромосомы III (комбинирование 3-х вариантов IIIR с 3-мя вариантами IIIIL). Всевозможные сочетания вариантов хромосом в кариотипах особей обуславливает значительное кариотипическое разнообразие. В популяциях полиморфных по всем пяти инверсиям для самок возможны 162 кариотипа (6×3×9), для самцов — 81 кариотип (3×3×9). В одной из популяций, обитающей в центре ареала, было проанализировано комбинирование инверсионных вариантов хромосом в кариотипах. Показано, что они сочетаются зависимо, то есть инверсии определенным образом взаимодействуют (Новиков, Кабанова, 1976, 1979). Взаимодействие выражается в том, что одни варианты совместно встречаются чаще, другие — реже, чем ожидается при условии свободного комбинирования. Выделены две ассоциативные группы вариантов. Первая включает: IL/IL1, IL1/IL1, IIR/IIR, IIIR1/IIIR1 и IIIIL/IIIIL. Вторая содержит: IL/IL2, IL2/IL2, IIR/IIR1, IIR1/IIR1, IIIR/IIIR, IIIIL/IIIIL1 и IIIIL1/IIIIL1 (Новиков, Кабанова, 1976, 1979). Схематично ассоциативные связи в кариофонде *A. messeae* показаны на рис. 1.

Продемонстрировано, что хромосомные варианты проявляют разную степень выраженности взаимодействий. Кроме того, выявлено, что:

- 1) взаимодействие инверсий в популяции коррелирует с их географическим распространением и сезонной динамикой;
- 2) в целом инверсионные взаимодействия отражают историческое становление инверсионного полиморфизма у *A. messeae* (Новиков, Кабанова, 1979). С учетом этих положений было сделано предположение:

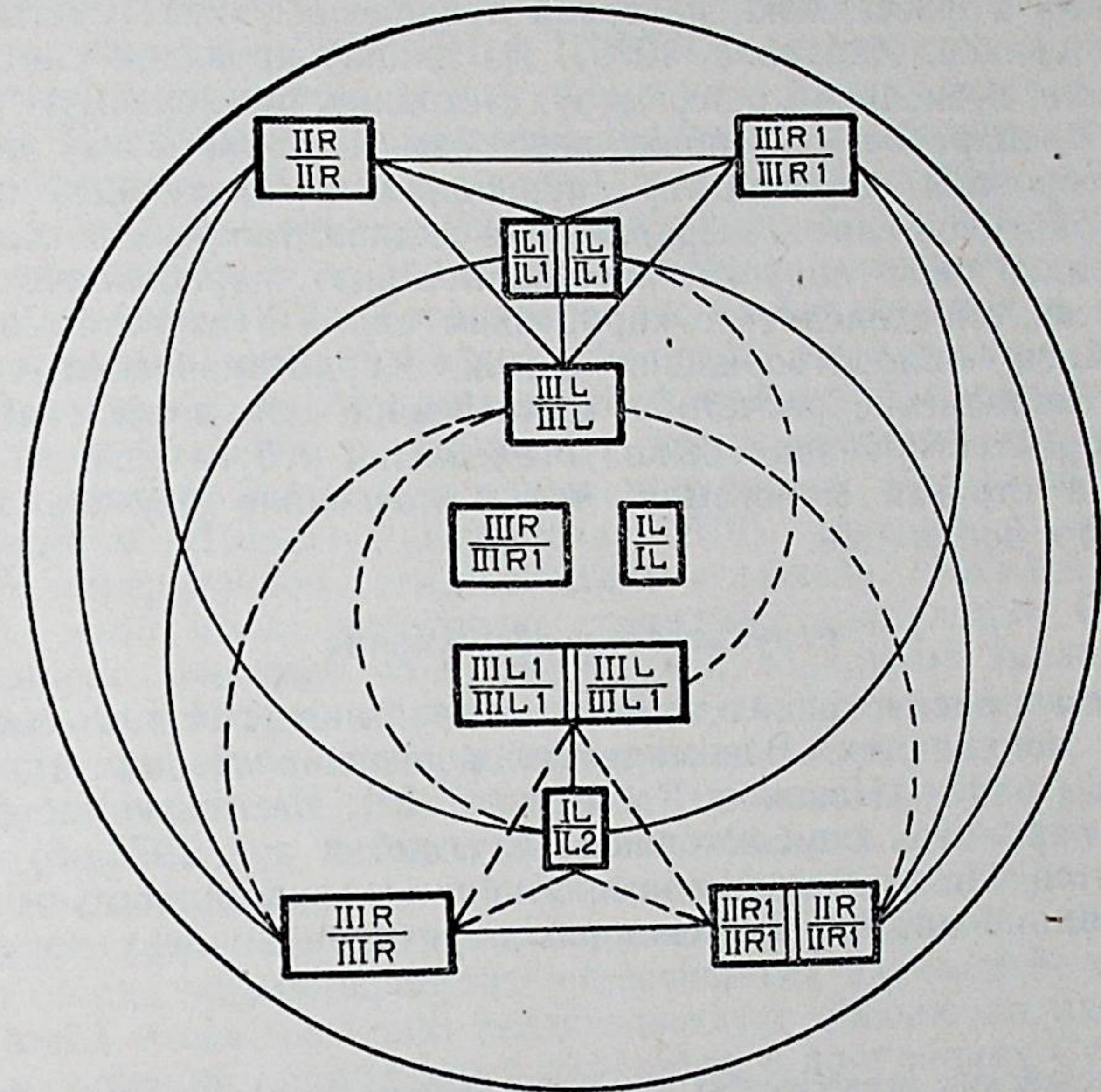


Рис. 1. Ассоциативные связи в кариофонде *A. messeae*

Прямые линии показано положительное взаимодействие, дугами — отрицательное, сплошной линией — взаимодействие значительное, пунктирной — выраженное слабо. В схеме не представлены хромосомные варианты IL1/IL2 и IL2/IL2, встречающиеся с низкими частотами.

о том, что выявленная дифференциация кариофонда имеет общевидовой характер. Констатирован также факт стабильности популяции *A. messeae*, несмотря на ярко выраженные взаимодействия ряда инверсионных вариантов хромосом (Новиков, Кабанова, 1979). В настоящей работе мы остановимся на рассмотрении инверсионных взаимодействий в нескольких географически удаленных популяциях вида, причем ограничимся анализом комбинирования вариантов хромосомных плеч IIR и IIIR, поскольку их взаимодействие в значительной степени определяет всю дифференциацию кариофонда *A. messeae* (Новиков, Кабанова, 1979). Попытаемся также в силу имеющихся фактов оценить характер дифференциации и механизмы поддержания популяционно-генетической стабильности.

**Материал и методика**

Материалом для настоящей работы послужили выборки особей из ряда географически удаленных популяций вида, которые были взяты в окрестностях Саласпилса (28.07.74), Киева (20.08.74), Зеленодольска (7.08.73), Сургута (13.08.74), Алма-Аты (17.07.74) и поселков Тегуль-дета (22.07.75) и Коларово (1974-78 гг.) Томской обл. Численная характе-



ристка материала и время сбора материала в коларовской популяции приведены в табл. 1 и 2. Кроме того, в течение весенне-осенних сезонов 1976-78 гг. изучены серии выборок гоноактивных и диапаузирующих самок из коларовской популяции. Из каждой серийной выборки проанализировано 70—160 особей. Цитогенетический анализ проведен на полнотенных хромосомах слюнных желез личинок 4-го возраста и мальпигиевых сосудов имаго. Техника приготовления препаратов, а также локализация и фотоснимки инверсий приведены ранее (Стегний и др., 1976; а; Новиков, Кабанова, 1979). Из диапаузирующих самок препараты делали, несколько модифицируя методику, применяемую при изготовлении препаратов из гоноактивных самок. Коларовская популяция была протестирована на характер спаривания по следующей методике: анализ кариотипов самок, выращивание индивидуальных потомств этих самок (кладки были получены предварительно), кариотипический анализ потомств, определение по кариотипам самок и их потомков кариотипов самцов, оплодотворивших самок. Кариотипическая структура пар сопоставлялась с расчетной, вычисленной при допущении панмиксии. В ходе тестирования было установлено, что самкам *A. messeae* свойственна строгая моногамия, что и позволило изучить характер спаривания в популяции.

### Результаты и обсуждение

Перейдем к рассмотрению взаимодействия инверсий в географически удаленных популяциях. Взаимодействия оценивались по принципам, приведенным ранее (Новиков, Кабанова, 1979). Исходные частоты хромосомных вариантов опубликованы (Стегний и др., 1976, б) и здесь не приводятся. Полученные данные (табл. 1) свидетельствуют о зависимом комбинировании инверсионных вариантов во всех популяциях,

Таблица 1  
Взаимодействие инверсионных вариантов хромосомных плеч IIR и IIIR в популяциях *A. messeae*

Характеристика выборки	Комбинации вариантов									Изучено особей	P	
	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR	IIR/IIR IIIR/IIIR			
Личинки	Саласпилс	0 2,4	13 24,8	78 65,8	1 0,47	14 4,8	4 12,7	2 0,1	4 1,3	0 3,5	116 115,1	0,001 (df=3)
	Зеленодольск	13 14,3	25 27,2	13 8,0	15 14,3	29 27,2	7 8,0	5 4,5	9 8,6	2 3,0	118 118,1	0,72 (df=6)
	Сургут	3 8,3	4 4,9	7 0,8	49 37,5	14 22	0 3,5	167 73,2	52 43,0	4 6,8	200 200,0	0,002 (df=6)
	Тегульдэт	0 3,2	10 11,0	8 3,8	1 0,3	1 1,1	0 0,4	10 7,4	27 25,7	5 8,8	62 62,0	0,030 (df=4)
	Коларово 11.08.75	24 36,3	35 32,4	20 10,3	49 35,9	25 32,0	4 10,1	19 9,8	22 17,6	2 5,6	200 200,0	0,001 (df=8)
Имаго	Коларово 21.07.76	16 35,2	33 37,2	56 32,0	29 17,4	23 18,7	0 15,9	22 14,4	16 15,5	5 13,1	200 200,0	0,001 (df=8)
	Коларово 10.08.77	21 44,9	40 41,9	50 24,2	48 37,3	41 34,7	3 20,1	35 21,9	16 20,4	3 11,7	257 257,1	0,001 (df=8)

Примечание.  $f$  — реальная,  $f'$  — ожидаемая частоты встречаемости комбинаций в абсолютных числах.

кроме зеленодольской, для которой отклонения реальных частот от ожидаемых недостоверны ( $P=0,72$ ). Стандартная гомозигота IIR/IIR чаще, чем ожидается при условии свободного комбинирования, встречается с гомозиготой IIIR/IIIR и реже — с гомозиготой IIIIR/IIIIR. Гетерозигота IIR/IIIR чаще, чем следует из расчетов, встречается со стандартным плечом IIIR/IIIR и реже — с инверсионной гомозиготой IIIIR/IIIIR. Гомозигота IIR/IIR демонстрирует качества, аналогичные таковым для гетерозиготы IIR/IIIR с исключением для сургутской популяции, где комплекс IIR/IIR + IIIR/IIIR встречается с частотой ниже расчетной, хотя во всех других популяциях наблюдается обратное. Гетерозигота IIIIR/IIIIR в коларовской популяции комбинируется практически свободно, то же можно сказать и о тегульдэтской популяции. Вместе с тем, как уже отмечалось, в популяции Коларово эта гетерозигота имеет тенденцию к проявлению свойств гомозиготы IIIR/IIIR (Новиков, Кабанова, 1979). Характерно, что на западе ареала, в саласпилской популяции, она проявляет свойства, аналогичные таковым у IIIR/IIIR очень четко. Рассмотренный фактический материал, таким образом, свидетельствует о подчинении взаимодействий хромосомных вариантов в географически удаленных популяциях выявленным ранее закономерностям (Новиков, Кабанова, 1979). Однако в некоторых популяциях инверсионное взаимодействие сглажено (популяция Зеленодольска), либо имеет некоторую специфику (популяция Сургута), что обусловлено, очевидно, либо спецификой локальных экологических условий, либо случайными процессами. Ранее было установлено, что на личиночной стадии развития при наличии нескольких водных биотопов популяция подвергается экологической дифференцировке (Новиков, 1975), поэтому выборка личинок из одного биотопа, используемого популяцией, может иметь кариотипическую структуру, отличную от реальной структуры функционально объединенной популяции на стадии имаго. Об общих закономерностях инверсионных взаимодействий в кариониде вида очень наглядно свидетельствует абсолютно идентичный характер ассоциаций хромосомных вариантов в популяциях Саласпилса и Коларово, удаленных на несколько тысяч километров (табл. 1). Фактический материал по взаимодействию других хромосомных плеч, во избежание перегрузки работы таблицами, здесь не приводится. Однако можно отметить, что взаимодействие инверсий IL1 и IIIIR1 идентично в популяциях Киева, Саласпилса и Коларово. Таким образом, можно констатировать общевидовой характер ассоциативных связей в кариониде *A. messeae* (рис. 1).

Выше нами уже отмечалось, что система ассоциативных связей дифференцирует карионид *A. messeae*. Обратимся к вопросу о функциях этой дифференциации в популяционной биологии вида. Рассмотрим вопрос в аспектах географического распространения комплексов взаимодействующих хромосомных вариантов и динамики этих комплексов на протяжении ряда лет и годового жизненного цикла одной из наиболее полиморфных популяций. Согласно инверсионным взаимодействиям (рис. 1) множество кариотипов, образуемых комбинированием вариантов по всем пяти инверсиям, разделено на 3 класса:

I — кариотипы, состоящие из хромосомных вариантов 1-й ассоциативной группы, а также вариантов IL/IL и IIIR/IIIR1, комбинирующихся с другими практически независимо (6 кариотипов);

II — кариотипы, состоящие из хромосомных вариантов 2-й ассоциативной группы и вариантов IL/IL и IIIR/IIIR1 (24 кариотипа);

III — кариотипы смешанные, то есть состоящие из вариантов как 1-й, так и 2-й ассоциативных групп (132 кариотипа).

В популяциях, мономорфных по какому-либо одному из четырех хромосомных плеч (IL, IIR, IIIR и IIIIR), разнообразие, естественно, будет ниже. При помощи критерия  $\chi^2$  проанализировано соотношение



Таблица 2

Частота кариотипических классов в популяциях *A. messeae*

Классы кариотипов	Характеристика выборок										Итого		
	Личинки					Имаго					Коларово		
	Саласпилс	Киев	Зеленодольск	Сургут	Алма-Ата	Тегульдэт	14.7.74	17.7.75	21.7.76	21.7.77	25.7.78	P	df
I	78,4	98,0	14,7	2,5	19,9	29,0	9,1	11,3	29,5	26,4	15,2		
II	78,1	98,0	13,2	1,3	18,9	15,5	5,2	7,2	17,0	14,9	8,6		
III	0	0	27,4	57,0	0	16,2	35,5	31,3	22,0	25,8	25,6		
Изнучено особей	21,6	2,0	57,9	40,5	80,1	54,8	55,4	57,4	48,5	47,8	59,2	0,001 (df=2)	200
	21,9	2,0	60,2	52,6	81,1	78,4	66,2	67,2	72,4	71,6	71,0		
	116	200	118	200	176	62	307	150	200	163	164	0,001 (df=2)	0,001 (df=2)
	0,95 (df=1)	1 (df=1)	0,65 (df=2)	0,001 (df=1)	0,85 (df=1)	0,001 (df=2)	0,001 (df=2)	0,01 (df=2)	0,001 (df=2)	0,001 (df=2)	0,01 (df=2)		

Примечание.  $f$  — реальная,  $f'$  — ожидаемая частоты встречаемости кариотипических классов (в %).

между реальными и ожидаемыми частотами всех трех классов кариотипов. Ожидаемые частоты вычислены при допущении случайного комбинирования вариантов, образующих тот или иной кариотипический класс.

Результаты анализа распространения кариотипических классов по ареалу вида и изменение их частот по годам в популяции Коларово приведены в табл. 2. Они указывают на приуроченность кариотипов первого класса к западной части ареала (Саласпилс, Киев). В зоне, относящейся к северной части ареала (Сургут), преобладают кариотипы второго класса. В популяциях центральной зоны ареала (Зеленодольск, Коларово, Тегульдэт) встречаются кариотипы всех трех классов. В алма-атинской популяции, обитающей на юго-востоке ареала, с высокой частотой распространены смешанные кариотипы. В коларовской популяции наблюдаются обратимые колебания частот кариотипических классов по годам. Реальные частоты кариотипов первого и второго классов в популяциях Сургута, Тегульдета и Коларово достоверно выше ожидаемых, в то время как реальные частоты смешанных кариотипов — ниже ожидаемых по расчету ( $P \leq 0,01$ ). В выборках из популяций Саласпилса, Киева, Зеленодольска и Алма-Аты отмечено соответствие реальных частот ожидаемым ( $P \geq 0,65$ ). Однако этот факт не свидетельствует об отсутствии взаимодействия в этих попу-

ляциях, ибо для популяции Саласпилса оно показано (табл. 1). Видимо, в данном случае играет роль то, что на западе ареала гетерозигота  $IIR/IIIR$  проявляет хорошо выраженное взаимодействие, мы же, выделяя кариотипические классы, условно считаем ее сочетающейся практически свободно, что реально имеет место в центральной части ареала. Кроме того, в популяциях Киева и Алма-Аты кариофонд обеднен, вследствие морморфизма по хромосоме II, и это существенно сглаживает инверсионные взаимодействия (чтобы их продемонстрировать достоверными, нужны значительно более многочисленные выборки). Обращает на себя внимание замещение кариотипов первого и второго классов друг друга как в пространстве, так и во времени. Смешанные кариотипы сопутствуют кариотипам либо первого, либо второго класса.

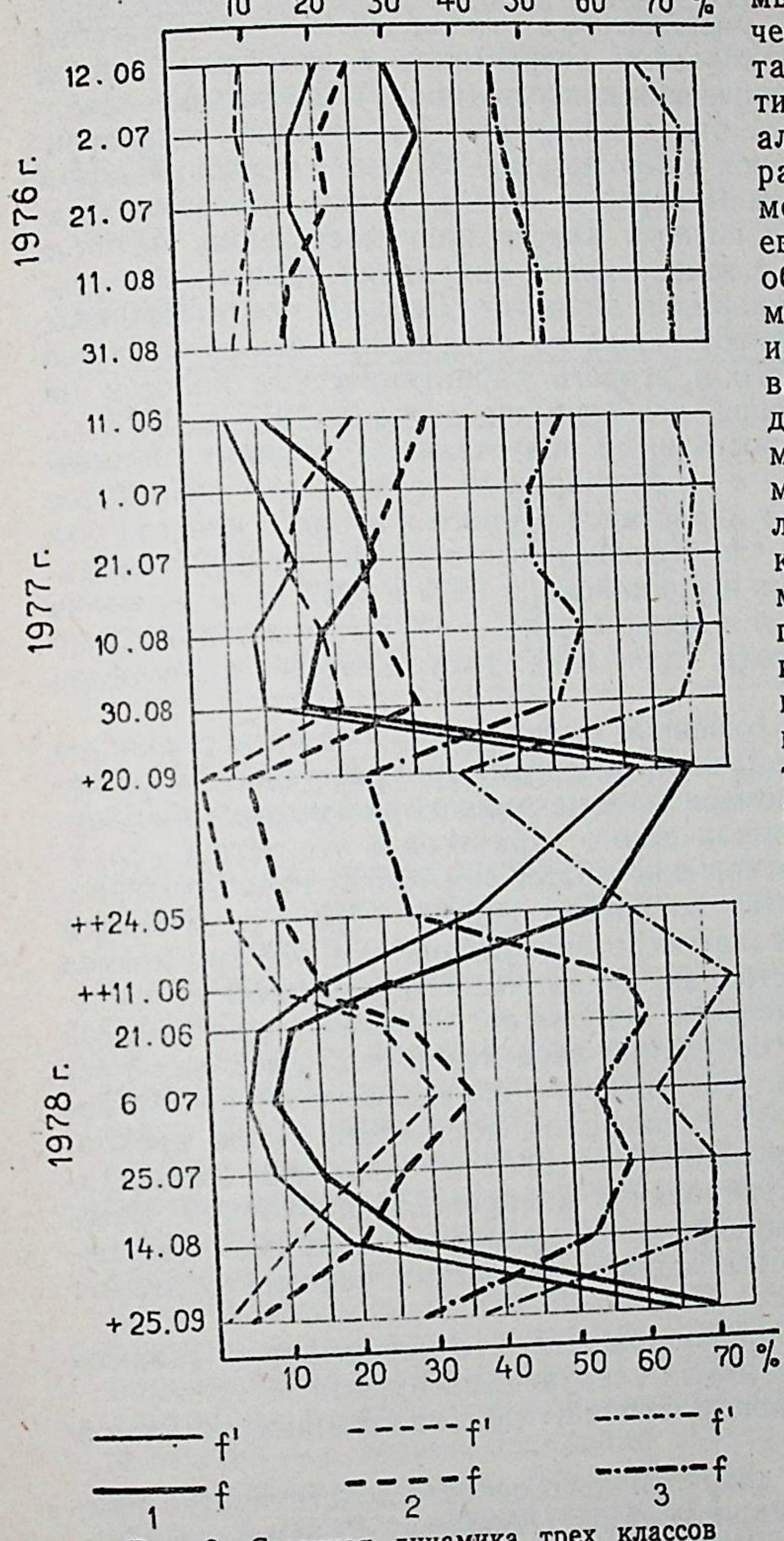


Рис. 2. Сезонная динамика трех классов кариотипов в популяции *A. messeae*  
1, 2, 3 — первый, второй и третий кариотипические классы соответственно;  $f$  — реальная,  $f'$  — ожидаемая частоты встречаемости; выделены выборки диапаузирующих (+) и перезимовавших (++) самок.

Перейдем теперь к рассмотрению динамики кариотипических классов в течение годового цикла *A. messeae* (рис. 2). Анализ проведен на сериях выборок, взятых в коларовской популяции примерно в одно и то же время. Представленные данные свидетельствуют о том, что в гоноактивной популяции в течение всех трех сезонов процент смешанных кариотипов был выше частот кариотипов первого и второго классов. Кариотипов первого класса на протяжении сезона 1976 г. в гоноактивной популяции было больше, чем кариотипов второго класса, но меньше в 1977 г. и в течение почти всего сезона 1978 г. Обращает на себя внимание резкое уклонение кариотипической структуры диапаузирующих самок, среди которых особи с кариотипами первого класса преобладают, частота второго кариотипического класса среди них сильно снижена. Поражает удивительное сходство кариотипической структуры диапаузирующих самок в 1977 и 1978 гг. Очевидно, такая структура типична для коларовской популяции в состоянии диапаузы.



Отчетливо прослеживается закономерность циклического характера в изменении частот кариотипических классов: возрастание частот кариотипов первого класса к осени до уровня 70%, падение к этому времени частот кариотипов второго и третьего классов до уровня соответственно 5—7 и 25—28%, уменьшение в течение зимы и весны частоты первого кариотипического класса и возрастание в это время частоты второго и третьего кариотипических классов (рис. 2). Детальный сезонный анализ имаго показал, что в коларовской популяции, диапаузирующие самки, появляющиеся ежегодно 15—20 июля, в подавляющем большинстве имеют кариотипы первого класса. Таким образом, нарастание частоты кариотипов первого класса идет постепенно, начиная с июля, низкая частота их в гоноактивной популяции объясняется уходом самок с такими кариотипами в диапаузу. Данные, представленные на рис. 2, отчетливо указывают также на антагонизм между кривыми варьирования частот первого и второго кариотипических классов на протяжении всех трех сезонов, особенно же четко в 1977 и 1978 гг. В популяции имеет место постоянный значительный дефицит смешанных кариотипов в сравнении с их ожидаемыми частотами и постоянное превышение реальных частот кариотипов первого и второго классов над теоретическими. Интересно, что степень несоответствия между ожидаемыми и реальными частотами неодинакова, в 1976 и 1977 гг. она высока и снижается лишь в начале и в конце сезона, в 1978 г. она значительно ниже, чем в предыдущие годы для всех трех классов кариотипов (рис. 2).

Таким образом, факты изложенные выше, указывают на корреляцию между географическим и временным аспектами дифференциации кариотипической структуры вида циклического характера и отсутствие углубления дифференциации. Соотношение частот первого и второго кариотипических классов изменяется по ареалу вида и обратимо меняется в течение годового цикла в коларовской популяции, где все три класса кариотипов находятся в состоянии динамического равновесия, свидетельствующего о гомеостатичности популяции. Очевидно, для каждой из географически удаленных популяций характерен свой цикл варьирования кариотипической структуры «вокруг» определенного уровня, зафиксированного климатической спецификой конкретной зоны ареала. В наиболее полиморфных популяциях центральной зоны этот цикл должен быть близок к циклу варьирования коларовской популяции. Естественно, амплитуда цикла варьирования находится в прямой зависимости от степени гетерогенности эко-климатических условий обитания популяций.

Ранее нами было сделано предположение, что инверсионное взаимодействие может реализоваться двумя следующими путями:

1) ассортативным спариванием особей, принадлежащих к одной хромосомной форме;

2) определенной степенью дизруптивного отбора, действующего против особей со смешанными кариотипами (Новиков, Кабанова, 1979).

Дальнейшее исследование показало, что особи скрещиваются избирательно (Новиков, 1978). Иллюстрируют сказанное данные, представленные в табл. 3, свидетельствующие о полном совпадении уклонов от панмиксного спаривания с ассоциативными связями. Например, самки, имеющие в кариотипах гомозиготное плечо IIR/IIR, спариваются с самцами гомозиготными по инверсии IIIR1 в 2 раза чаще, чем ожидается при условии панмиксии. Как уже отмечалось, эти варианты демонстрируют ярко выраженное положительное взаимодействие в кариотипической структуре (табл. 1). В таком случае мы оказываемся перед дилеммой: с одной стороны, ассортативное спаривание с необходимостью углубляет дифференциацию полиморфных популяций, с другой стороны, ее

Таблица 3

Сочетание инверсионных вариантов хромосомных плеч IIR и IIIR при спаривании комаров в коларовской популяции *A. messeae*

		♀♀					
♂♂		PR/PR	PR/PR1	PR1/PR1	IIR/IIR	IIIR/IIIR1	IIIR1/IIIR1
IIR/IIR	f	44	14	5	13	25	25
	f'	28,4	21,7	12,9	21,2	26,8	15,0
IIR/IIIR1	f	7	17	13	16	19	2
	f'	17,7	12,7	7,6	12,4	15,8	8,8
IIIR1/IIIR1	f	4	11	7	12	8	2
	f'	9,9	7,6	4,5	7,4	9,4	5,2
		P < 0,001			P = 0,0005		
IIIR/IIIR	f	10	23	14	23	19	5
	f'	21,2	16,2	9,6	15,8	20,0	11,2
IIIR1/IIIR1	f	19	18	11	16	23	9
	f'	21,6	16,5	9,8	16,1	20,5	11,4
IIIR/IIIR1	f	26	1	2	2	10	15
	f'	12,2	9,3	5,5	9,1	11,5	6,4
		P < 0,001			P = 0,002		

Примечание. Изучено 120 пар; f — реальные; f' — ожидаемые частоты пар в абсолютных числах; df во всех случаях равно 8.

прогресс, как продемонстрировано выше, отсутствует. Как же, в таком случае, поддерживается популяционно-генетическая стабильность? Вполне понятно, что решение дилеммы может быть только одним: гомеостатичность может иметь место лишь при условии действия естественного отбора против особей с кариотипами первого и второго классов в какие-то определенные периоды жизни популяций, так как при отсутствии этого явления постоянное избирательное спаривание вызвало бы их дивергенцию. Это мы и видим на примере годового жизненного цикла коларовской популяции (рис. 2). Частота особей с кариотипами первого класса в течение летнего, благоприятного для популяции времени, начиная с июля, увеличивается параллельно с ростом численности популяции. В диапаузирующей популяции особи первого кариотипического класса полностью преобладают, и по структуре популяция имеет чисто «западный» характер. Это верхняя граница цикла варьирования кариотипической структуры. В течение зимы и весны концентрация первого кариотипического класса падает, и в начале лета, а именно — в первом поколении нового сезона размножения, достигает минимального уровня. Это — нижняя граница цикла. Именно в это время в составе первой генераций, более того, по нашим наблюдениям — в первых ее частях, концентрация особей второго кариотипического класса максимальна, в то время как плотность популяции очень низка. Причем, нижняя граница цикла, очевидно, будет тем «ниже», чем продолжительнее и суровее зима и чем резче температурные колебания в течение зимы и весны. Иными словами, кариотипы первого класса имеют высокую адаптивную ценность в наиболее благоприятные для популяции периоды и, несомненно, более интенсивно эксплуатируют личиночные биотопы. Кариотипы второго класса более приспособлены в периоды неблагоприятные для популяции — зимы и весны с их резкими температурными колебаниями в зонах с резко континентальным климатом — причем, на имагинальной стадии. На личи-



ночной стадии развития они, видимо, не выдерживают конкуренции с особями первого кариотипического класса и поэтому интенсивно используют начало сезона размножения, когда концентрация последних низка. Смешанные кариотипы, очевидно, имеют более широкую экологическую амплитуду, но менее специализированы. Их наличие также гомеостазирует популяции, ибо в полиморфных популяциях центра ареала кариотипы третьего класса служат постоянным источником выщепления кариотипов первого и второго классов. Уменьшение несоответствия между реальными и ожидаемыми частотами кариотипических классов в неблагоприятные периоды жизни популяции (начало и конец летних сезонов 1976—77 гг. и почти весь неблагоприятный летний период 1978 г.) указывают на повышенную адаптивную ценность смешанных кариотипов в неблагоприятных для популяции условиях (рис. 2), то есть, в эти периоды отбор направлен противоположно ассортативному спариванию. Несомненно, смешанные кариотипы «выполняют функции» кариотипов второго класса в тех популяциях, где последние отсутствуют, являясь, таким образом, универсальным буфером.

Резюмируем вышесказанное. Итак, инверсионное взаимодействие носит общевидовой характер и реализуется на основе ассортативного спаривания особей. Между географическим распространением инверсионных комплексов и их динамикой во времени имеется четкая корреляция. Кариотипы первого и второго классов, состоящие из хромосомных вариантов, коадаптированных между собой, приспособлены к разным экологическим субнишам, замещают друг друга по ареалу вида и циклично варьируют в наиболее полиморфных популяциях. Распространение инверсий IIR1 и IIR2, несомненно, обусловлено температурным — и сопряженными с ним факторами. Популяции каждой из климатических зон ареала, очевидно, имеют специфичный цикл варьирования кариотипической структуры, определяемый продолжительностью зимовки и зимне-весенними температурами, причем, амплитуда цикла находится в прямой зависимости от гетерогенности условий обитания. Смешанные кариотипы, выполняя буферную функцию как в распространении по ареалу, так и в течение жизненного цикла популяций, гомеостазируют популяции. Основным механизмом поддержания популяционно-генетического гомеостаза центра ареала является действие естественного отбора против кариотипов первого класса в зимне-весенний период и против кариотипов второго класса — в летний. В некоторые периоды жизни популяций отбор также действует в защиту смешанных кариотипов и направлен в эти моменты противоположно избирательному спариванию. Немаловажную роль в стабилизации популяционно-генетической структуры играет также экологическое распределение популяций на личиночной стадии развития (Новиков, 1975). Наиболее полиморфные популяции, очевидно, платят наибольшую «плату за адаптацию», вследствие вымирания особей первого класса — зимой и второго — летом. Результаты исследования указывают на то, что наиболее полно отражает кариотипическую структуру популяции анализ, проведенный на имаго. Причем, для оценки цикла варьирования кариотипической структуры необходимо и достаточно исследовать структуру популяции на нижней границе цикла (первое поколение) и на его верхней границе (популяция в состоянии диапаузы). Результаты, полученные в настоящей работе, подтверждают высказанное ранее (Новиков, Кабанова, 1979) предположение, что инверсионное взаимодействие в популяциях *A. messeae* представляет собой полиморфизм высокого уровня, не ведущего к дивергенции.

Автор выражает сердечную признательность Г. Н. Плешковой за любезно предоставленные результаты кариотипического анализа сургутской и алма-атинской популяций.

## ЛИТЕРАТУРА

- Кабанова В. М., Карташова Н. Н., Стегний В. Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. 1. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae*. — Цитология, 1972, т. 14, № 5, с. 630—636.
- Новиков Ю. М. Экологическая дифференцировка кариофондов природных популяций малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae). — В кн.: Пути повышения продуктивности животных и растений. Рига, 1975, с. 109—110.
- Новиков Ю. М. Влияние ассортативного скрещивания на популяционную структуру малярийного комара *Anopheles messeae*. — XIV Международный Генетический Конгресс. Секционные заседания. Тезисы докладов, М., 1978, ч. 1, с. 471.
- Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Взаимодействие инверсий в кариофонде малярийного комара *Anopheles messeae*. — В кн.: Проблемы генетики и селекции в Западно-Сибирском регионе. Тюмень, 1976, с. 19—21.
- Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae*. — Генетика, 1979, т. 15, № 6, с. 1033—1041.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. Кариотипическое исследование малярийного комара. — Цитология, 1976а, т. 18, № 6, с. 760—766.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщ. 1. Распространение инверсий по ареалу вида. — Генетика, 1976б, т. 12, № 4, с. 47—55.



В. Я. Панкратова, Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова

### К СИСТЕМАТИКЕ ВИДОВ РОДА *CHIRONOMUS* (*CHIRONOMIDAE*) ОЗЕРА СЕВАН

Хирономиды озера Севан подробно исследовались уже давно. Так, в 1937 и 1938 гг. сотрудницей Севанской гидробиологической станции АН Арм. ССР Г. М. Фридман было собрано 220 проб личинок и куколок хирономид с различных глубин и грунтов. В 1936 и 1938 гг. Г. М. Фридман и А. Н. Попова дополнили сборы некоторым количеством комаров, пойманных на берегах озера. С 25 июня по 20 июля 1936 г. сотрудник Зоологического института АН СССР А. А. Черновский собрал полторы тысячи комаров, часть из которых была получена путем выведения их из близких к окукливанию личинок. Все эти материалы в свое время были обработаны А. А. Черновским, списки видов были отосланы на Севанскую гидробиологическую станцию и использованы в работах по бентосу (Фридман, 1948, 1950). Более подробные сведения о хирономидах оз. Севан А. А. Черновским не были опубликованы, остались лишь его черновые наброски и коллекции. Эти материалы были включены сотрудником Севанской гидробиологической станции И. В. Шароновым в работу «Личинки тендипедид озера Севан» (Шаронов, 1951). Для рода *Chironomus* было определено три вида: *Ch. plumosus* L., личинки которого живут в больших количествах в литорали на глубине до 10 м; *Ch. tentans* F. — в сублиторали, в основном на 21—30 м; *Ch. thummi* Kieff. — в профундали, преимущественно на 31—40 м.

После Отечественной войны 1941—45 гг. изучался метаморфоз различных видов рода *Chironomus* (Константинов, 1956; Шилова, 1957, 1958; Линевиц и Ербаева, 1971). Эти исследования показали, что по личинкам можно четко различать виды *Ch. plumosus* и *Ch. tentans*.

В начале 1969 г. В. Я. Панкратовой была представлена возможность познакомиться с материалами по личинкам и куколкам хирономид оз. Севан по сборам предшествующих лет. Оказалось, то, что принималось А. А. Черновским, а за ним и И. В. Шароновым, за вид *plumosus* (личиночная форма *plumosus*) на самом деле, по всем морфологическим данным — вид *tentans*, а то, что принималось за вид *tentans* (личиночная форма *semireductus*) представляет собой *plumosus*. В дневниковых записях Черновского виды хирономид, установленные для личинок, разделены на 3 группы. Цитируем: «Непосредственным воспитанием и изучением куколок установлена связь имаго с личинками для следующих видов: *Cryptochironomus armeniacus* sp. n., *Tanytarsus inopertus* Walk., *Tanytarsus mancus* Walk., *Tanytarsus sevanicus* sp. n., *Eukiefferiella bicolor* Zett., *Procladius zernyi* Goetgh. Совпадение наличия имаго и соответствующих личинок, подобных воспитанным из других водоемов, позволяют связать для оз. Севан личинок и имаго следующих видов: *Tendipes plumosus* L., *Tendipes thummi* var. ater. var.

пов., *Camptochironomus tentans* Fabr., *Xenochironomus xenolabis* Kieff., *Polypedilum scalaenum* v. *trinotatum* Kieff. Очевидной, но пока не доказанной, мы считаем связь личинок и имаго *Cryptochironomus redekei* Krus. *Cryptochironomus fridmani* sp. nov., *Psectrocladius barbimanus* Edw. «Черновский не имел материала по метаморфозу видов рода *Chironomus* (*Tendipes*), а его описания личинок *Ch. plumosus* и *Ch. tentans* в свете современных данных ошибочны. Эта ошибка была повторена и И. В. Шароновым.

Для большей убедительности сотрудница Севанской гидробиологической станции Л. И. Харлашко проследила метаморфоз этих двух видов. Она же 18/X—72 г. собрала личинок (из Арданикской бухты с глубины 6 м, из ила с ряской и из Норадуза с глубины 15 и 25 м из чистого ила), характерные признаки которых приводятся здесь. Личинки зафиксированы как для морфологического анализа, так и для исследования хромосом слюнных желез, морфологические особенности которых являются одним из основных критериев при таксономической диагностике многих Diptera. Все материалы, собранные Л. И. Харлашко, были любезно представлены в Зоологический институт АН СССР, где и обработаны авторами настоящей статьи: морфология — В. Я. Панкратовой, а политенные хромосомы — Л. А. Чубаревой и Н. А. Петровой.

*Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* F. Арданикская бухта, глубина 6 м., ил. 18.X.72 г. Морфологически изучено 14 личинок, кариологически — 48 личинок.

Длина личинок 20—27 мм. Отростки на 7—8 сегментах брюшка типа *plumosus*: на 7 сегменте хорошо развиты, на 8 — длинные, но длина их варьирует (передняя пара составляет  $\frac{1}{2}$  длины 8 сегмента и до всей его длины, задняя пара равна длине этого сегмента или несколько больше). Головная капсула светло-коричневая, фронтальный ее склерит темно-коричневый, резко выделяется по своей окраске на общем фоне головы; гулярно-лабиальный склерит темный у основания головы и светлый около субментума; затылочный склерит черный, на участке перед фронтальным — светлый. Наибольшая длина головы 750 мкм, наименьшая — 300 мк; наименьшая ширина 600 мк. Усик длиной 195 мк, он в 1,5—1,6 раза короче наименьшей длины головы; соотношение длины члеников усика — 40 : 9 : 3 : 4 : 1,5; диаметр первого членика усика в 3,5 раза короче его длины; кольцевой орган расположен в дистальной части нижней трети первого членика; щетинка усика достигает его конца. Премандибула с 2 равными по длине лопастями. 3 внешних зубца мандибулы темно-коричневые, 4-й нижний — светлый. Боковые зубцы субментума от середины к краям уменьшаются постепенно; пластинки субментума желтые, передние края их гладкие.

Кариологические особенности данного вида настолько плотная, что создается впечатление присутствия в клетках слюнных желез 4-х хромосом (рис. 1, а) 3 пары хромосом почти одинаковой длины, четвертая в три раза меньше. Нумерация хромосом (I, II, III и IV) соответствует обозначениям, принятым Берманом (Beermann, 1952, 1955). Особенностью данного кариотипа является наличие двух ядрышковых организаторов в хромосомах II и III; в хромосоме IV ( $35,5 \pm 1,7$  мкм) — три кольца Бальбиани, из которых среднее более развито (рис. 1, а). Показатели длин хромосом I, II и III очень близки, поэтому по размерам эти хромосомы различать очень трудно, и на препаратах их распознавали по маркерам. Хромосому I ( $124,1 \pm 5,8$  мкм) определяли по отсутствию связи с ядрышком, две другие, несущие ядрышковые организаторы, — по особенностям дискоидальной структуры: хромосома II ( $124,7 \pm 5,9$  мкм) маркирована двумя темными дисками на одном из концов, хромосома III ( $105,8 \pm 4,9$  мкм) — последовательностью темных гетерохроматиновых дисков непосредственно у ядрышка (на рис. 1, а



указано стрелками). Центромерные районы ни в одной из хромосом не выявлены.

В результате сравнения рисунков дисков одноименных хромосом исследованного нами вида с кариотипом *Camploch. tentans*, описанным Берманом (Веегман, 1952), было установлено полное их сходство. Следовательно, данная выборка из популяции, обитающей на глубине 6 м, действительно представляет собой *Ch. tentans*. При исследовании природной популяции *Ch. tentans* был обнаружен значительный инверсионный полиморфизм. Из 48 проанализированных особей только 4 обладали гомокариотипами (12%), т. е. не имели никаких хромосомных перестроек; остальные несли различные гетерозиготные инверсии (рис. 1, б, в, г, е, е'). Всего было отмечено 96 инверсий, в среднем пришлось по 2 инверсии на 1 особь. Обнаружены кариотипы с одной, двумя (рис. 1, б) и даже пятью гетерозиготными инверсиями. Хромосома III чаще других находилась в гетерозиготном состоянии. В хромосоме II у некоторых особей наблюдалось отсутствие конъюгации (рис. 1, в), асинопсис сопровождался ахроматизацией этого участка хромосомы. Хромосома IV иногда приобретала кольцевидную форму в результате инверсии, захватывающей значительную часть одного из гомологов (рис. 1, е, е'). Всего обнаружено 30 сочетаний инверсий, чаще одновременно встречались инверсии в хромосомах II и III (23,3%). Кроме гетерозиготных инверсий, встречена гомозиготная инверсия в хромосоме II (рис. 1, д, д'). Интересно отметить, что популяции *Ch. tentans* с Британских островов тоже оказались высокополиморфными (Acton, 1956, 1957).

*Chironomus plumosus* L. Норадуз. Глубина 15 м, ил. 18.X.72 г. Морфологически изучено 16 личинок, кариологически — 17 личинок.

Длина личинок 23—25 мм. Отростки на 7 и 8 сегментах брюшка типа *semireductus*, т. е. все сильно укорочены, 2 пары отростков 8 сегмента равны примерно  $\frac{1}{2}$  длины этого сегмента. Головная капсула желтая, фронтальный склерит по окраске не выделяется: гулярно-лабиальный склерит темно-коричневый; затылочный склерит черный, на участке перед фронтальным — светлый. Наибольшая длина головы 675 мк, наименьшая — 300 мк, наибольшая ширина — 600 мк. Усик длиной 210 мк, он в 1,4—1,5 раза короче наименьшей длины головы, соотношение длины члеников = 50:11:3:4,5:2; кольцевой орган расположен в дистальной части нижней трети первого членика; щетинка усика достигает конца 4-го членика. Премандибула с 2 равными лопастями. Все внешние зубцы мандибулы черные. Боковые зубцы субментума от середины к краям уменьшаются постепенно; пластинки субментума желтые, морщинистые, передний край рубчатый, но рубчатость плохо выражена.

Вид обладает  $2n=8$ . Структура кариотипа типична для рода *Chironomus*.

Три больших хромосомы (I, II, III) почти одинаковой длины и одна (IV) — малая хромосома. Нумерация хромосом I, II, III и IV осуществлена по Кейлу (Keul а. Кейл, 1959) и Максимовой (1976). Данный вид — мононуклеоллярный: единственное ядрышко связано с терминальной областью хромосомы IV. Гомологичные хромосомы плотно сконъюгированы (рис. 2, а). Сравнение рисунков дисков одноименных хромосом данного вида с кариотипом *Ch. plumosus* описанным Кейлом (Keul а. Кейл 1959, Кейл, 1962), показало полное их сходство. Следует лишь отметить, что по данным Кейла между гомологами хромосомы IV конъюгации не наблюдается.

*Chironomus forma larvalis bathophilus*. Норадуз. Глубина 25 м., ил. 18.X.72 г. Морфологически изучено 22 личинки, кариологически — 23.

Длина личинок 12—16 мм. Отростки на 7 сегменте брюшка отсутствуют, на 8-м сегменте отростки типа *bathophilus* — 2 пары, с тупыми концами, равны, примерно,  $\frac{1}{3}$  длины несущего их сегмента. Головная капсула желтая, фронтальный склерит не выделяется по окраске; гулярно-лабиальный склерит коричневый; затылочный склерит черный, на участке перед фронтальным — светлый. Наибольшая длина головы 525 мк, наименьшая 300 мк, наибольшая ширина 450 мк. Усик длиной 180 мк, он в 1,6—1,7 раза короче наименьшей длины головы; соотношение длины члеников усика = 40:10:2:4:2; кольцевой орган расположен чуть выше середины основного членика, щетинка усика достигает его конца. 3 внешних зубца мандибулы черные, 4-й нижний — светлый. Боковые зубцы субментума от середины к краям уменьшаются неравномерно — 4-й зубец ниже соседних; пластинки субментума желтые, с гладким передним краем.

Личинки *Ch. thummi* по Шаронову соответствуют личинкам типа *bathophilus*, что определено было и Черновским (препараты в коллекциях Зоологического института АН СССР, сборы Фридман, 1938).

Кариотипические особенности *Ch. f. l. bathophilus* следующие.  $2n=8$ , гомологичные хромосомы полностью сконъюгированы, I, II, III — макрохромосомы, IV — малая хромосома. Каждая хромосома связана с ядрышком, причем с самым крупным — хромосома IV. Ядрышковые организаторы в хромосомах I, II и III располагаются на разных расстояниях от терминальных зон, являясь надежными хромосомными маркерами (рис. 2, б). Обобщая полученные кариологические данные, следует отметить, что несмотря на некоторую общность в структуре кариотипов исследованных видов, проявляющуюся в одинаковых хромосомных числах ( $2n=8$ ), соотносительных размерах хромосом (три больших и одна малая хромосома) и плотной конъюгации гомологов, все три вида кариотипически четко различимы по рисунку дисков политенных хромосом, по количеству и локализации ядрышек. Эти различия являются надежными таксономическими признаками.

Л. И. Харлашко в начале июня 1970 г. вывела 5 комаров из личинок, пойманных в Арданинской бухте, на глубине 3 м, на песчаном грунте с харой — цератофиллом. Шкурки личинок и куколок, а также комары вполне соответствуют виду *Ch. tentans*. Ею же во второй половине июля 1971 г. выведены 6 комаров из личинок, пойманных в районе Бабаджан, на глубине 17—20 м, на иле. Шкурки личинок и куколок, а также комары вполне соответствуют виду *Ch. plumosus* L. Препараты этих видов (и спиртовой материал) хранятся в коллекциях Зоологического института АН СССР.

На основе проведенного морфологического и кариологического анализа следует считать, что в литорали оз. Севан обитает *Ch. (Camplochironomus) tentans* F. (личиночная форма типа *plumosus*); в сублиторали — *Ch. plumosus* L. (личиночная форма *semireductus*); в профундали — живут личинки *Chironomus* личиночная форма *bathophilus*, метаморфоз которых пока не изучен.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Константинов А. С. К систематике рода *Chironomus* Mg. — Тр. Саратовск. отд. ВНИОРХ, 1956, т. 4, с. 155—191.  
Линевич А. А., Ербаева Э. А. К систематике рода *Chironomus* Mg. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья. — Изв. биолого-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те, 1971, т. 25, с. 127—190.  
Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. усть-ижорской природной популяции Ленинградской области. — Цитология, 1976, т. 18, № 10, с. 1264—1269.  
Фридман Г. М. Бентос прибрежной зоны озера Севан. — Тр. Севанск. гидробиол. ст. Ереван, 1948, т. 10, с. 3—11.



- Фридман Г. М. Донная фауна озера Севан. — Тр. Севанск. гидробиол. ст. Ереван, 1950, т. 11, с. 7—92.
- Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.—Л., 1949, 185 с.
- Шаронов И. В. Личинки тендипедид озера Севан. — Тр. Севанск. гидробиол. ст. Ереван, 1951, т. 12, с. 35—91.
- Шилова А. И. Палеарктические виды подрода *Camptochironomus* Kief. рода *Tendipes* Mg. (Diptera, Tendipedidae). — Энтом. обозр., 1957, т. 36, № 1, с. 224—230.
- Шилова А. И. К систематике рода *Tendipes* Mg. (Diptera, Tendipedidae). — Энтом. обозр., 1958, т. 37, № 2, с. 434—541.
- Acton A. B. Chromosomal polymorphism in *Chironomus*. — Proc. Roy. Soc., 1956, ser. B, 145, p. 347—350.
- Acton A. B. Chromosome inversion in natural populations of *Chironomus tentans*. — J. Genet., 1957, v. 55, N 1, p. 61—94.
- Beer mann W. Chromomerenkonstanz und spezifische Modifikationen der Chromosomenstruktur in der Entwicklung und Organdifferenzierung von *Chironomus tentans*. — Chromosoma, 1952, Bd 5, H. 2, S. 139—198.
- Beer mann W. Cytologische Analyse eines *Camptochironomus*. Artbastards. I Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotypus. — Chromosoma, 1955, Bd 7, H. 2/3, S. 198—259.
- Keyl H. G. u. Ilse Keyl. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. — Arch. Hydrobiol., 1959, Bd 56, H. 1—2, S. 43—57.
- Keyl H. G. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. — Chromosoma, 1962, Bd 13, H. 4, S. 464—514.

Н. А. Петрова

### ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА У МОШЕК (DIPTERA, SIMULIIDAE)

Для большинства раздельнополых животных характерно генетическое определение пола. Однако у многих групп наличие половых хромосом пока не установлено либо потому, что их не изучали, либо потому, что по своему внешнему виду они не отличаются ни друг от друга, ни от аутосом. Обычно пол определяется парой хромосом, получивших в ходе эволюции специализацию. У одного пола, чаще у женского, обе хромосомы такой пары являются идентичными и гомологичными друг другу, это X-хромосомы. У другого пола они гомологичны частично, а иногда и совсем не гомологичны. Это X- и Y-хромосомы. У многих видов Y-хромосома отсутствует, тогда диплоидное число хромосом у особей мужского пола становится нечетным. Таким образом, существуют два типа определения пола: тип XX—XY (*Lygaeus* — тип) и тип XX—XO (*Protenor* — тип). У птиц, бабочек и некоторых рыб самцы, напротив, гомогаметны, а самки — гетерогаметны. Такой механизм определения пола при женской гетерогаметности обозначается как ZZ — ZW. Кроме этих простых типов, существует ряд сложных систем, в которых имеется несколько наборов X- и Y-хромосом.

Полагают, что половые хромосомы произошли из пары гомологичных аутосом (White, 1945, Ohno, 1969 и др.). У видов с недавно возникшим механизмом определения пола различия между половыми хромосомами — незначительны. Такой тип и наблюдается у многих длинноусых двукрылых (*Nematocera*), рыб, амфибий. Другой механизм, при котором имеются значительные различия между половыми хромосомами, включая высокую степень специализации Y-хромосомы, можно наблюдать у короткоусых двукрылых (*Brachycera*), птиц, некоторых рептилий, млекопитающих. В первом случае X- и Y-хромосомы гомологичны на большем протяжении своей длины и только короткий участок связан с определением пола. В литературе такой участок называется «дифференцированным». Следует отметить, что у гетерогаметного пола (мужского) для сохранения в потомстве блока генов, расположенных в дифференцированном сегменте, возникают различные механизмы, выполняющие роль супрессоров, подавляющих кроссинговер на этом участке хромосомы.

У насекомых с полным превращением, в частности, у мошек, комаров, хирономид, половой диморфизм выражен только на стадии имаго. Личинок, как правило, по полу различить не удавалось. В результате многолетних исследований у нас накопились наблюдения, указывающие на то, что личинок некоторых видов мошек можно достоверно разделять по полу визуально. Оказалось, что гонады у всех личинок пигментированы и различаются по форме: у самцов они округлые или



яйцевидные, у самок — удлиненные. Благодаря тонким покровам тела, гонады легко просматриваются с дорзальной стороны 6 брюшного сегмента, в результате безошибочно определяется пол личинки.\*

Вопросом цитологического определения пола у мошек специально никто не занимался. Данные по этому вопросу накопились благодаря исследованию политенных хромосом представителей разных родов сем. Simuliidae. Кариологически изучено около 10% видов мировой фауны ( $\approx 100$  видов), у  $1/3$  этих видов обнаружены половые хромосомы, у остальных  $2/3$  — различий между хромосомами самцов и самок не установлено. У мошек механизм определения пола относится к типу XX—XY.

Подавляющее большинство мошек имеет 3 пары хромосом. Половыми могут быть любая пара гомологичных хромосом. Дифференцированный сегмент цитологически легко выявляется у самцов, благодаря различным хромосомным перестройкам гетерозиготного типа.

Исследованы политенные хромосомы *Metacnephia kiryanovae* Rubz. из двух географически разобщенных популяций (Петрова, 1973). Было обращено внимание на то, что в обеих популяциях все самцы имели гетерозиготную инверсию в коротком плече хромосомы III, а самки оказались гомозиготными по этому участку. Дифференцированный сегмент, по которому цитологически определяется пол у этого вида, очень небольшой (уч. 8) (см. рис. а), и хромосомы III (их можно назвать половыми) гомологичны на большем своем протяжении.

При изучении кариотипических особенностей *Sulcicnephia petrovae* Rubz. (Петрова, 1974) обнаружили в хромосоме III сложную, состоящую из двух последовательных гетерозиготных инверсий, перестройку, связанную с мужским полом (рис. б). По сравнению с предыдущим видом дифференцированный сегмент здесь длиннее, половыми оказались тоже хромосомы III.

Вид *Austrosimulium tillyardi* Tonnoir, характеризующийся плезиоморфными признаками, собран в Новой Зеландии и прислан нам для кариологического исследования (Чубарева, Петрова, 1975). Установлено наличие в хромосоме I дифференцированного сегмента по сложной гетерозиготного типа перестройке (рис. в). Этот сегмент достаточно большой и занимает около половины длинного плеча хромосомы I, которая и является для данного вида половой.

Подобное определение пола обнаружено у представителей других родов: *Prosimulium* Roub. *Cnephia* End. *Eusimulium* Roub. (Basgur 1959, 1962, Ottonen, 1966, Rothfels, 1956, Dunbar, 1967), причем половыми всегда были хромосомы I либо III, а Y-хромосома определялась по гетерозиготной перестройке, захватывающей центромерный район или район, локализованный вблизи центромеры. В связи с этим наблюдением авторами было высказано предположение, что у мошек существуют половые локусы близ центромерных районов хромосом I или III, и в зависимости от видовой принадлежности та или другая пара становится доминирующей. Второе предположение, что половыми хромосомами в семействе могут быть только ядрышкообразующие хромосомы, связано с тем фактом, что в изучаемом семействе с ядрышковым организатором связаны либо хромосомы I, либо III. Дальнейшие исследования показали несостоятельность подобной точки зрения.

Исследованы две памирские популяции *M. pamiriensis* Petrova, (Петрова, 1977), разделенные цепью горных хребтов высотой более 4000 м над у. м. И в той и в другой популяциях все самцы гетерозиготны по двум последовательным инверсиям, расположенным во второй паре хромосом (рис. г). Дифференцированный сегмент значителен по длине

и захватывает центромерный район. Различия между X- и Y-хромосомами не ограничиваются двумя указанными инверсиями, следующими одна за другой и образующими обычный гетерозиготный клубок. Кроме них, на большом участке хромосомы II наблюдается различная функциональная активность гомологов, вследствие чего нарушена их конъюгация. Таким образом, у *M. pamiriensis* половыми являются хромосомы II.

Еще у трех видов: *P. multidentatum* Twinn (Ottonen, 1966), формы W из рода *Stegopterna* End. (Madachar, 1969), *Simulium tuberosum* Lundstr. (Landay, 1962) половыми также оказались хромосомы второй пары.

Таким образом, у всех перечисленных выше видов, которые относятся как к плезиоморфным родам (*Austrosimulium* Tonnoir, *Prosimulium* Roub. и др.), так и к молодым, процветающим видам (*Eusimulium* и *Simulium* Latr.), дифференцированный сегмент был обнаружен, благодаря гетерозиготным инверсиям, которые генетически закреплены в генотипах самцов.

У *Sulcicnephia lobaschovi* Rubz. обнаружены более сложные перестройки, характеризующие половые хромосомы. При популяционном анализе этого вида (Петрова, 1973) первоначально было обращено внимание на то, что все самцы гетерозиготны по ядрышковому организатору, расположенному в хромосоме I (рис. д). Самки по этому показателю всегда гомозиготны (рис. е). В ходе тщательного дискового сравнительного анализа гомологов была обнаружена гетерозиготная инверсия очень небольшого участка политенной хромосомы, расположенного непосредственно рядом с ядрышком (рис. д). В то же время у самок наблюдалась гомозиготная последовательность обоих гомологов. Инвертированный участок хромосомы I самца настолько мал, что типичная инверсионная петля отсутствовала, и в этом месте постоянно нарушалась конъюгация гомологов. При этом у гомолога с инверсией, вследствие возникшего эффекта положения, ядрышковый организатор транслоцировался на другой участок этой же хромосомы (рис. ж). Таким образом половая X-хромосома I характеризуется прямой последовательностью дисков в дифференцированном сегменте, который связан с ядрышковым организатором, в Y-хромосоме наблюдаем обратную последовательность дисков дифференцированного сегмента и интеркалярную транслокацию ядрышкового организатора. Самцы гетерозиготны как по основному, так и по транслоцированному ядрышку. Иногда транслоцированное ядрышко слабо развито и его с трудом можно обнаружить в ядре, чаще же по размерам оно походило на основное и тогда отмечалась тенденция к конъюгации между ними.

По данным Дюнбара (Dunbar, 1967) у *E. congarenarum* Dyar et Shannon и *E. innocens* Shewell, самцы были гетерозиготны по инверсиям, которые были одновременно периферическими и перинуклеолярными. При этом у самцов в инвертированном гомологе способность образовывать ядрышко исчезает. У *P. inflatum* Davies из Англии периферическая инверсия у самцов сопровождалась заменой нормального хорошо развитого ядрышка толстым гетерохроматиновым диском.

У некоторых видов мошек обнаружено несколько типов X- и Y-хромосом, т. е. наблюдались популяции, где самцы имели несколько разных гетерозиготных инверсий. К таким видам относятся *S. tuberosum* Lundstr., (Landau, 1962), *P. vigintiquaterni* End., (Rothfels, 1959; Ралчева, 1974), *P. magnum* Dyar et Shannon, (Ottonen, 1966; Ралчева, 1974). Наличие сложных систем, определяющих пол, рассматривается одними авторами как разные последовательные ступени на пути к установлению единых структурных различий между X- и Y-сегментами, другими — как фактор видообразования, приводящего к дивергенции видов на основе специализации половых хромосом.

\* Следует отметить, что при заражении личинок мермитидами и микроспоридиями возможность визуального определения пола затруднена вследствие недоразвитости гонад.



На основании вышеизложенных фактов можно сделать следующие выводы.

1. В сем. Simuliidae установлен механизм определения пола типа XX—XY, женский пол — гомогаметен, мужской — гетерогаметен.

2. Половыми хромосомами у мошек может быть любая пара аутосом, которые гомологичны на большем своем протяжении. Половая детерминация контролируется небольшим дифференцированным сегментом.

3. Дифференцированные сегменты обнаруживаются по различным гетерозиготным перестройкам, а именно по пара-, перичентрическим и перинуклеолярным инверсиям, транслокациям ядрышкового организатора и др. перестройкам, основное назначение которых сохранить в генотипе генные блоки Y-дифференцированного сегмента.

4. Определяющие пол механизмы, по-видимому, возникают вне всякой зависимости от возраста вида: они обнаружены как у плезиоморфных, примитивных видов, так и у молодых, широко распространенных и процветающих видов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Петрова Н. А. Сравнительно-кариологический анализ трех родов сем. Simuliidae (Diptera). — Цитология, 1973, т. 15, № 8, с. 1055—1059.
- Петрова Н. А. Инверсионный полиморфизм в природных популяциях двух видов кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae). — Генетика, 1974, т. 10, № 1, с. 80—89.
- Петрова Н. А. Новый вид мошки *Metacnephia pamiriensis* sp. n. (Simuliidae) с Памира. — Паразитология, 1977, т. 11, № 3, с. 210—212.
- Ралчева Н. М. Кариотипные особенности на 4 вида зли мухи от рода *Prosimulium* Roub., Simuliidae. — Генетика и селекция, София, 1977, т. 7, № 1, с. 61—76.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Кариотипические особенности плезиоморфного вида *Austrosimulium tillyardi* Tonp. из Новой Зеландии и его генетические связи с некоторыми другими родами сем. Simuliidae (Diptera). — Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 4, с. 552—558.
- Basrur P. K. The salivary gland chromosomes of seven segregates of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) with a transformed centromere. — Canad. J. Zool., 1959, v. 37, N 4, p. 527—570.
- Basrur P. K. The salivary gland chromosomes of seven species of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) from Alaska and British Columbia. — Canad. J. Zool., 1962, v. 40, N 6, p. 1019—1033.
- Dunbar R. W. The salivary gland chromosomes of six closely related black flies near *Eusimulium congareenarum* (Diptera, Simuliidae). — Canad. J. Zool., 1967, v. 45, N 4, p. 377—396.
- Landau R. Four forms of *Simulium tuberosum* (Lundstr.) in Southern Ontario: a salivary gland chromosome study. — Canad. J. Zool., 1962, v. 40, N 5, p. 921—939.
- Madachar D. P. The salivary gland chromosomes of seven taxa in the subgenus *Stegopterna* (Diptera, Simuliidae, Cnephia). — Canad. J. Zool., 1969, v. 47, N 1, p. 115—119.
- Ohno S. Evolution of sex chromosomes in mammals. — Annual review of genetics, 1969, v. 3, p. 495—524.
- Ottonen P. O. The salivary gland chromosomes of six species in the III-S-1 group of *Prosimulium* Roub. (Diptera, Simuliidae). — Canad. J. Zool., 1966, v. 44, p. 677—701.
- Rothfels K. H. Black flies: siblings, sex and species grouping. — J. Heredity, 1956, v. 47, N 3, p. 113—122.
- White M. Y. D. Animal cytology and evolution. Cambridge, 1945, 343 p.

В. Н. Стегний

#### ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТАЦИОНАРНОСТЬ ИНВЕРСИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА У МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА ANOPHELES MESSEAE (DIPTERA, CULICIDAE)

В популяционной генетике утвердилось положение, что видовая генетическая система в эволюционном смысле лабильна, то есть подвержена трансформации как в пространстве — постепенному видообразованию, так и во времени — филогенетической эволюции (Dobzhansky, 1971; Меттлер и Грегг, 1972; Левонтин, 1978). Хотя прямых доказательств подобному утверждению не было и нет, оно базируется на вскрытой исследователями высокой пространственной динамичности частотного распределения аллелей и инверсий по ареалам разных видов и, в ряде случаев, на ограничении видовой панмиксии. При этом иногда выявлялись частотные замещения аллельных и хромосомных вариантов с полной фиксацией альтернативных вариантов в пределах одного вида. Лабораторные эксперименты (в основном на *Drosophila*) также демонстрировали подобную картину темпорального характера при действии жесткого искусственного отбора в пользу тех или иных генотипических морф.

Подчеркивая эволюционную сторону дела и зачастую делая заключения о дивергенции популяций в видообразовательном смысле, многие исследователи забывают об альтернативе — о внутренне присущем каждому виду стремлению сохранить или даже увеличить свою адаптивность к условиям обитания. В особенности последнее касается хромосомно полиморфных видов, широко расселенных, использующих сильные градиенты эко-климатических факторов среды.

Проблема существования популяционно-генетического гомеостаза, стабилизирующего видовую генетическую систему, прекрасно разработана М. Лернером (Lerner, 1954). Необходимо также заметить, что идея пространственно-временной стационарности популяционных систем сильно аргументирована работами Ю. П. Алтухова и Ю. Г. Рычкова (Алтухов, Рычков, 1970; Алтухов, 1974).

Малярийный комар *Anopheles messeae* Fall. относится к числу видов с адаптивным хромосомным полиморфизмом, обитает в разнообразных ландшафтно-климатических зонах бореальной подобласти Палеарктики. Ранее показано, что в кариотипе вида преобладают 4—5 инверсий (Стегний и др., 1976а), ряд из которых имеет четкое клинальное распределение по ареалу как в долготном, так и в широтном направлениях (Стегний и др., 1976б).

Поскольку такие закономерности географического распространения инверсий были выявлены однократно, представляло большой интерес выяснить временную частотную устойчивость полиморфизма.



Пространственно-временное распределение полиморфных инверсий *A. messeae*

Место сбора материала	Число особей		Числа инверсионных генотипов по отдельным хромосомам											
	самки	самцы	IL/IL	IL/IL1	IL/IL2	IIR/IIR	IIR/IIR1	IIR/IIR2	IIIR/IIIR	IIIR/IIIR1	IIIR/IIIR2	IIIL/IIIL	IIIL/IIIL1	IIIL/IIIL2
Киев — 74	103	65	22 (14.8)	18 (32.4)	0	103	0	0	3 (2.3)	25 (26.3)	75 (74.3)	103	0	0
Киев — 77	178	115	33 (25.4)	42 (57.3)	0	178	0	0	0 (1.4)	32 (29.2)	146 (147.4)	178	0	0
Рига — 74	116	61	32 (20.1)	7 (29.9)	0	92 (87.8)	18 (26.2)	6 (4.0)	6 (4.0)	31 (35.0)	79 (77.0)	116	0	0
Рига — 77	200	120	45 (30.5)	17 (46.0)	0	158 (156.6)	39 (40.8)	13 (4.2)	13 (4.2)	30 (49.6)	157 (146.2)	198 (198.0)	2 (2.0)	0 (0)
Москва — 74	100	63	23 (21.6)	27 (30.1)	0	72 (67.2)	20 (29.5)	8 (3.3)	8 (3.6)	22 (30.8)	70 (65.6)	96 (96.0)	4 (3.9)	0 (0.1)
Москва — 77	100	60	27 (17.5)	11 (29.8)	0	76 (69.7)	15 (27.6)	9 (2.7)	10 (4.8)	24 (34.3)	66 (60.9)	93 (93.1)	7 (6.8)	0 (0.1)
Сыктывкар — 75	286	199	199	0	0	0 (0.2)	13 (12.8)	273 (273.0)	158 (160.0)	112 (107.8)	16 (18.2)	148 (144.6)	111 (117.5)	27 (23.9)
Сыктывкар — 77	136	102	136	0	0	2 (0.5)	12 (15.1)	122 (120.4)	67 (64.4)	53 (58.4)	16 (13.2)	80 (82.6)	52 (46.8)	4 (6.6)
Томск — 74	166	119	77 (79.9)	4 (4.9)	37 (30.3)	52 (52.7)	83 (81.6)	31 (31.7)	72 (74.2)	78 (73.6)	16 (18.2)	86 (91.1)	74 (63.8)	6 (11.1)
Томск — 77	150	88	65 (65.6)	3 (4.3)	19 (16.4)	41 (35.6)	64 (75.0)	45 (39.5)	75 (70.0)	55 (64.9)	20 (15.1)	99 (100.9)	48 (44.3)	3 (4.8)
Алма-Ата — 74	169	97	169	0	0	169	0	0	96 (96.0)	63 (62.7)	10 (10.3)	71 (66.4)	70 (79.1)	28 (23.5)
Алма-Ата — 77	50	34	50	0	0	50	0	0	26 (27.4)	22 (19.2)	2 (3.4)	30 (28.9)	16 (18.2)	4 (2.9)
Иркутск — 73	158	100	158	0	0	134 (135.0)	24 (22.1)	0	91 (91.1)	58 (57.8)	9 (9.1)	115 (109.4)	33 (44.2)	10 (4.4)
Иркутск — 77	150	94	150	0	0	141 (141.1)	9 (8.8)	0	81 (83.6)	62 (74.7)	19 (16.7)	109 (106.6)	35 (39.7)	6 (3.7)

Примечание. В скобках указаны расчетные числа генотипов по Харди-Вайнбергу.

В настоящей работе приводятся данные по частотному сравнению инверсионных вариантов на протяжении ареала *A. messeae* за период 3—5 лет в связи с проблемой эволюционной устойчивости — лабильности хромосомно полиморфных видов.

Материал и методика

Сбор материала (личинки IV возраста *A. messeae*) проводили в 7 пунктах, указанных в таблице. В Риге, Москве, Сыктывкаре, Томске, Иркутске, Алма-Ате выборки в разные годы делали из одних и тех же личиночных биотипов, а в Киеве — из разных, причем везде — в одно время сезона (июль), исключая, таким образом, влияние сезонных факторов на кариотипический состав популяций. Хромосомный анализ проводили на фиксированном материале по принципам ранее изложенным (Стегний и др., 1976а).

Анализировали встречаемость гетеро- и гомозигот по пяти инверсиям, локализованным во всех трех хромосомах *A. messeae*. Инверсии обозначены по номерам хромосом и индексам плеч (*R, L*) — *IL1, IL2, IIR1, IIIR1, IIIL1*. Генотипы по соответствующим инверсиям имеют обозначения, аналогичные следующим по инверсии *IIR1*: *IIR/IIR* и *IIR1/IIR1* — гомозиготы, *IIR/IIR1* — гетерозигота. Числа генотипов по инверсиям *IL1* и *IL2* половой хромосомы *IL* приведены только от самок, так как самцы гемизиготны.

Результаты и обсуждение

Сравнительный временной анализ распределения инверсионных генотипов по 7 обследованным популяциям *A. messeae* приведен в таблице. Для выборок из Киева характерно высокое межгодное сходство по вариантным хромосомам *IL* и *IIIL*\* (по *IL*:  $\chi^2=0.38$ ;  $P=0.50$ ) и отсутствие полиморфизма по хромосомам *IIR* и *IIIL*. В Риге мы отмечаем в общем ту же картину, однако частотные флуктуации по хромосомам *IL* и *IIIR1* несколько выше (по *IL*:  $\chi^2=6.26$ ,  $P=0.015$ ; по *IIIR1*:  $\chi^2=4.21$ ,  $P=0.04$ ). Высокая частотная корреляция характерна для всех 4 вариантных хромосом в Москве (по *IL*:  $\chi^2=0.43$ ,  $P=0.54$ ; по *IIR*:  $\chi^2=1.31$ ,  $P=0.27$ ; по *IIIR1*:  $\chi^2=0.55$ ,  $P=0.5$ ). В Сыктывкаре, как в 1975, так и в 1977 гг. отмечена полная гомозиготность по хромосоме *IL* (100% генотипов *IL/IL*) и близкие значения по хромосоме *IIIR1* и *IIIL* (по *IIIR1*:  $\chi^2=3.62$ ,  $P=0.06$ ). В популяции Томска по всем хромосомам имеется полиморфизм, однако, как и в Москве, здесь межгодное сходство очень высоко по каждой из них (по *IL*:  $\chi^2=2.77$ ,  $P=0.10$ ; по *IIR*:  $\chi^2=3.57$ ,  $P=0.06$ ; по *IIIR1*:  $\chi^2=0.50$ ,  $P=0.5$ ). Популяция Алма-Аты в 1974 и 1977 гг. показывает полную гомозиготность по хромосомам *IL* и *IIR* и высокую корреляцию по частоте хромосомы *IIIR1* ( $\chi^2=0.01$ ,  $P=1$ ). По хромосоме *IIIL*, между тем, здесь отмечена большая неоднородность: так, в 1974 г. частота инверсии  $q_{IIIL}=0.627$ , а в 1977 г. —  $q_{IIIL}=0.760$ . В Иркутске хромосома *IL* также инвариантна, а по *IIR*, *IIIR* и *IIIL* мы видим картину незначительного разнообразия в частоте отдельных хромосом (по *IIIR1*:  $\chi^2=6.25$ ,  $P=0.015$ ).

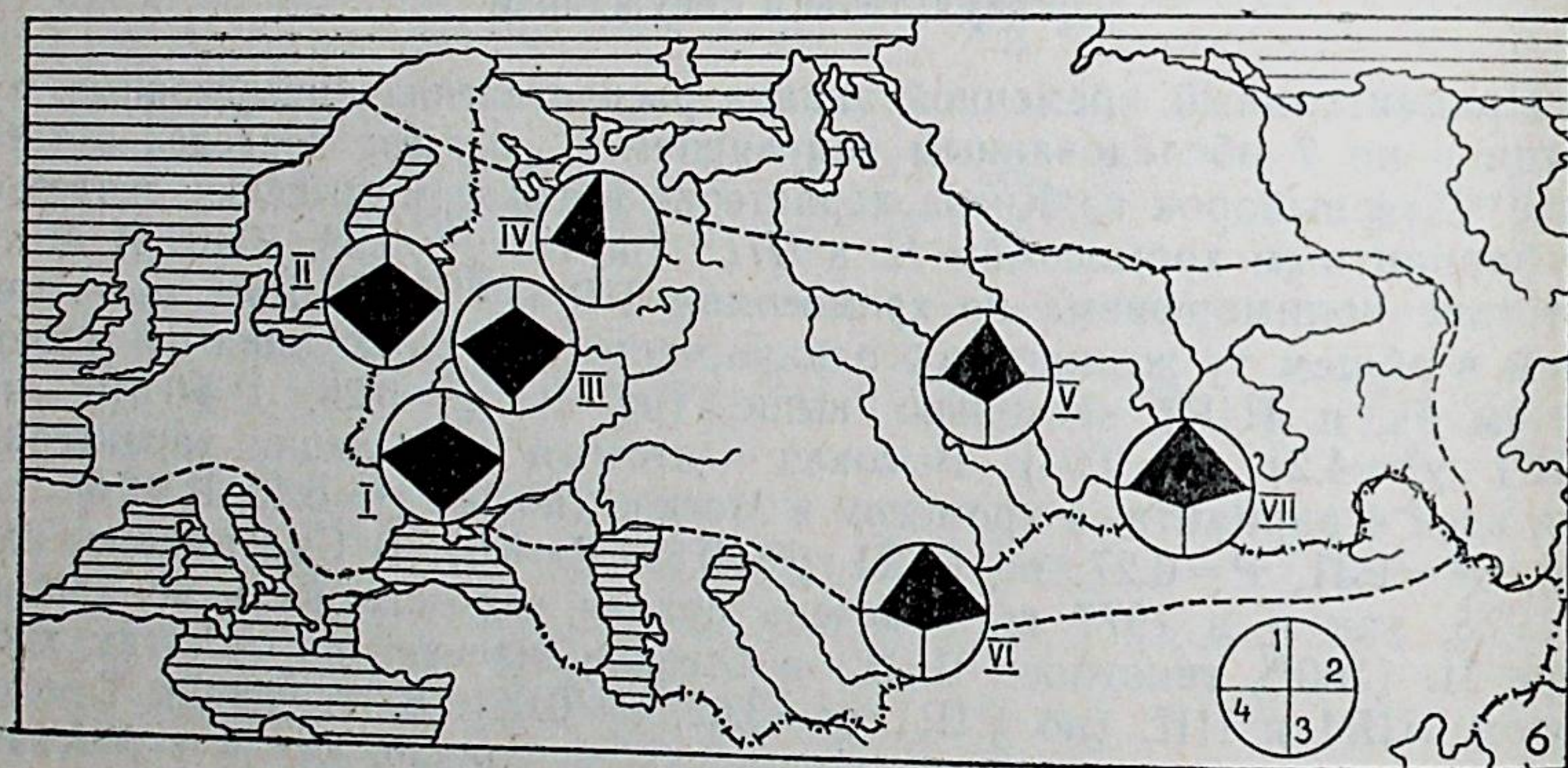
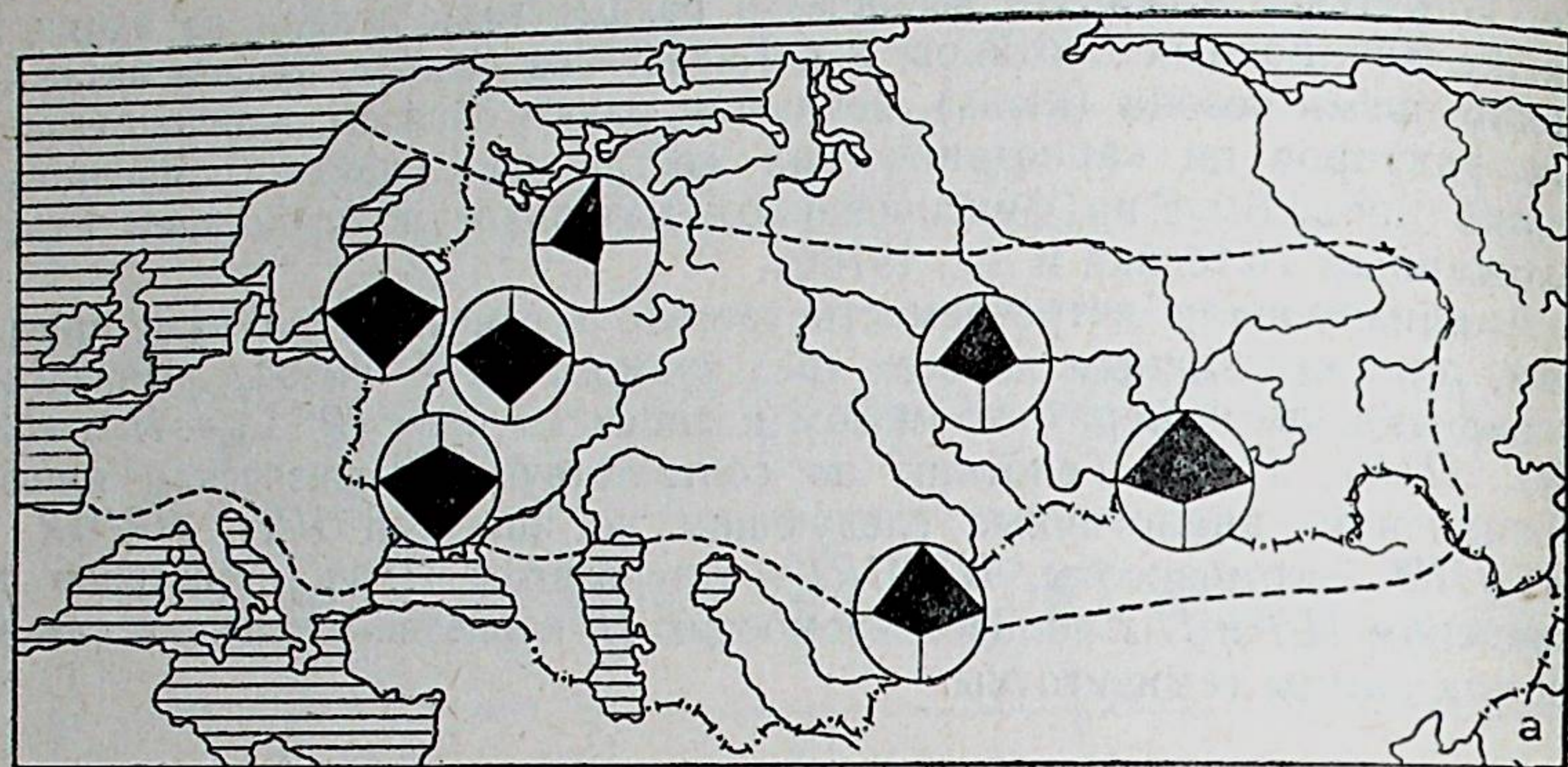
Характеризуя в общем временное распределение инверсионных генотипов в изученных популяциях, можно признать хорошее межгодное сходство выборок по каждой из них. Особенно наглядно это видно из частотных характеристик хромосом приведенных на рисунке в виде

\* Расчет  $\lambda^2$  производился на основе сравнения частот инверсий, которые определяются как сумма частоты одной из гомозигот и половина частоты соответствующих гетерозигот.



обобщенных графиков-полигонов. При высоких различиях между географически отдаленными популяциями по ареалу *A. messeae*, характеризующимся четкими клинами по отдельным инверсиям (Стегний и др., 1976), мы отмечаем значительную стационарность подобных градиентов.

Сравнение распределения генотипических вариантов по каждой из хромосом в природе с ожидаемыми — по Харди-Вайнбергу (табл.) демонстрирует явное занижение уровня гетерозигот IL/IL1 в популя-



Частотное распределение инверсий по ареалу *Anopheles messeae* в 1977 г. (а) и 1973—75 гг. (б).

Римскими цифрами обозначены месторасположения популяций согласно табл. 1. В каждом графике от центра круга (%) по радиусам (полный радиус — 100%) отложены частоты четырех инверсий. По радиусу 1 — частота инверсии IL; по радиусу 2 — частота инверсии IIR; по радиусу 3 — частота инверсии IIRI; по радиусу 4 — частота инверсии IIL.

циях Киева и Риги в (обеих выборках) и в Москве 1977 г. Некоторая межгодовая нестабильность характерна для Риги по хромосомам IIR и IIR, для Москвы — по IIR и для Томска и Иркутска — по IIL. В остальных случаях наблюдается высокое соответствие реального и ожидаемого по Харди-Вайнбергу распределения инверсионных вариантов.

Обсуждая полученные данные отметим, что число генераций в один летний репродуктивный период у *A. messeae* колеблется от двух в северной части ареала до пяти-шести на юге (Беклемишев, 1944). Таким образом, мы имеем приблизительно следующие диапазоны между отдельными выборками: в Сыктывкаре — 5 генераций; в Иркутске, Томске, Москве, Риге — по 8—9 генераций; в Киеве, Алма-Ате — по 12—

13 генераций. Такие промежутки представляются нам вполне существенными для оценки временной динамики кариофонда, поскольку при этом практически исключается наложение всякого рода случайных эффектов, которые, скажем, могут быть отмечены в период 1—2 генераций.

Обнаруженная на всем протяжении ареала *A. messeae* стационарность кариофонда проявляется как в хорошем соответствии распределения большинства генотипов вариантных хромосом, так и в высоких корреляциях частот инверсий в исследованный период времени. Кроме того, отмечается полная временная идентичность в наличии 100%-й гомозиготизации по отдельным хромосомам в популяциях и в соответствии (несоответствии) генотипических вариантов по распределению Харди-Вайнберга. Еще раз подчеркивая, что подобный феномен стабильности кариофонда существует на фоне сильнейших пространственных градиентов в частотах отдельных инверсий (Стегний и др., 1976), мы связываем его непосредственно с относительной устойчивостью климата во времени в каждой из областей ареала при его высокой изменчивости в пространстве ареала.

Вместе с тем нет оснований считать, что эта стабильность носит статичный характер. Напротив, некоторое временное разнообразие в частотах отдельных инверсий, наблюдаемое как в центральных, так и периферических популяциях, и циклические сезонные колебания концентраций инверсионных генотипов, отмеченные для популяции Томска (Плешкова и др., 1979), показывают, что стабильность кариофонда *A. messeae* динамична. В пользу этого свидетельствуют также данные о стойкой генотипической дифференцировке кариофондов, близких в пространстве популяций *A. messeae* (Стегний и др., 1978), связанных, по-видимому, с экологическим разнообразием биотопов и микроклиматическими особенностями. Таким образом, частотные флуктуации инверсий в отдельных популяциях и между близкими популяциями представляют, очевидно, не что иное как коррелированные ответы популяций на межгодовые колебания погодных условий (температурные режимы зимовки и репродуктивного периода, уровень паводков и др.), сезонных и биотопических факторов отбора. Подобные взаимоотношения популяции со средой обитания выражаются в саморегуляции качественного состава генофонда и носят обратимый характер. В каждой из популяций, в зависимости от концентрации и соотношения отдельных инверсий, этот популяционно-генетический гомеостаз может реализовываться разными способами. Для вида в целом гомеостаз проявляется уже в форме общей устойчивости концентраций генотипов в каждой области ареала.

Таким образом, видовой гомеостаз *A. messeae* является мощной консервирующей силой, обеспечивающей единство вида как в пространстве, так и во времени.

В связи с вышеизложенным мы полагаем, что несостоятельны гипотезы о постепенной дивергенции популяций в пространстве даже при наличии некоторой пространственной их изоляции или возможности филетической эволюции во времени у видов с адаптивным хромосомным полиморфизмом. В принципе, временные флуктуации генетического состава, могущие наблюдаться в эволюционно-значимое время (при направленном изменении климата), не будут отличаться от тех, которые мы обнаруживаем в пространстве ареала. Существующие ограничения ареала вида в пространстве, связанные с пороговыми экстремумами эко-климатических условий, равноценны временному ограничению существования определенных популяций или вида в целом, связанному с аналогичной временной трансформацией климата.

В данном контексте важен тот факт, что высокополиморфный по инверсиям *A. messeae* — конечное звено в цепи видообразования пале-



арктического комплекса малярийных комаров «*maculipennis*». Путь адаптивной радиации этого комплекса в Палеарктике нами четко прослежен на основании филогенетических хромосомных связей видов, различающихся фиксированными перекрывающимися инверсиями (Стегний, 1979). При этом истинными генераторами видообразования в комплексе являются хромосомно-мономорфные виды *A. labranchiae*, *A. subalpinus*, имеющие очень узкие ареалы и, очевидно, слабые гомеостатические механизмы.

Проблема видообразования представляется нам пока неразрешенной, несмотря на оптимизм многих сторонников синтетической теории эволюции (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Опираясь лишь структурными генами, можно решать вопросы генетической адаптации того или иного вида. Сложность проблемы видообразования, очевидно, определяется отсутствием знаний механизмов регуляторных взаимоотношений в геноме вида.

Касаясь возможных механизмов видообразования, следует заметить, что локальные хромосомные перестройки, по-видимому, уникальны по происхождению и их необходимо рассматривать, прежде всего, как структурную реорганизацию хромосомного материала в интерфазном ядре, обеспечивающую изменение регуляторной системы генома. Монофилетизм предполагает возникновение нового вида или образование хромосомного полиморфизма от единственной особи. В этом смысле судьба инверсии или другой перестройки, очевидно, определяется в момент ее возникновения степенью преадаптации генома особи (ее несущей) к экстремальным условиям среды, а видообразование, как и становление адаптивного хромосомного полиморфизма, вероятно, носит сальтационный характер. Здесь наши взгляды перекликаются с гипотезой Ю. П. Алтухова (1974) о связи видообразования с реорганизацией инвариантной части генома. Подобные же мысли, но несколько в иной трактовке, высказывает Х. Карсон (Carson, 1975), выделяя открытые и закрытые вариабельные системы, причем реорганизация последних, по его мнению, равноценна процессу видообразования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. — Пищевая пром., М., 1974.  
 Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость. — Ж. об. биол., 1970, т. 31, № 5, с. 507—526.  
 Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. М., 1944.  
 Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978, 351 с.  
 Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968, 597 с.  
 Меттлер, Грегг. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.  
 Стегний В. Н. Проблема систематики малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera: Culicidae). Современные данные цитогенетики. — В кн.: Кариосистематика беспозвоночных животных. Л., 1979, с. 29—35.  
 Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. Кариотипическое исследование малярийного комара. — Цитология, 1976, т. 18, № 6, с. 760—766.  
 Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. и др. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. I. Распространение инверсий по ареалу вида. — Генетика, 1976, т. 12, № 4, с. 47—55.  
 Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Н. и др. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. II. Межпопуляционная вариабельность инверсионных частот. — Генетика, 1978, т. 14, № 6, с. 1016—1023.  
 Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973, с. 277.  
 Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level. — *Americ. Naturalist*, 1975, v. 109, N 965, p. 83—92.  
 Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York and London, Columbia University Press, 1970, p. 505.  
 Lerner J. M. Genetic homeostasis. Oliver a. Boyd., New York, 1954, p. 372.

Л. А. Чубарева

#### КАРИОТИПЫ ТРЕХ ВИДОВ ТАНИПОДИН (TANYPODINAE, CHIRONOMIDAE)

Таниподины — одна из наиболее интересных групп хирономид. В отличие от большинства Chironomidae, относящихся к растительноядным организмам, Tanypodinae являются хищными формами. Кариологически они почти не изучены.

Настоящая работа представляет собой первую попытку изучить кариотипические особенности трех видов таниподин: *Anatopynia plumipes*, *Psectrotanipus varius* и *Procladius sp.*

#### Материал и методика

Личинки *Anatopynia plumipes* и *Psectrotanipus varius* были собраны 30 сентября 1977 г. в небольшой реке Латка, у моста, на ст. Лацкое (Ярославской обл.).\* Личинки *Procladius sp.* — 21 апреля 1978 г. — в р. Оредеж близ ст. Пудость Ленинградской обл. Материал фиксировался на местах сбора спиртово-уксусной смесью (3:1). Далее, после вскрытия хитиновых покровов, личинки помещались в 2% ацетоорсеин на 2—4 дня для тотального окрашивания. Затем в капле 50% молочной кислоты выделялись слюнные железы, гонады и ганглии, размещавшиеся на разных предметных стеклах, и готовились давленные препараты. Морфологические детали строения каждой особи заключались в жидкость Фора. Структурные особенности политенных хромосом изучались с использованием иммерсионных объективов микроскопа Amphival. Картирование политенных хромосом проводилось на основе произвольного разделения их на участки с последующей нумерацией, начиная от короткого плеча. Было изучено: *A. plumipes* — 6, *P. varius* — 6, *Procladius sp.* — 8 особей.

#### Результаты и обсуждение

Как показало исследование, три изученных нами вида кариотипически четко различаются. Это выражается разными хромосомными числами, различным соотношением длин и спецификой структурных особенностей политенных хромосом.

Кариотип *Anatopynia plumipes*.  $2n=10$ . На метафазных пластинках делящихся гониальных клеток обнаружено три пары мета- и субметацентрических хромосом и две пары акроцентрических хромосом, центромерные районы которых направлены к центральной оси веретена (рис. 1, а).

\* Выражаю искреннюю благодарность Р. А. Родовой за представление материала для кариологического анализа.



В клетках слюнной железы гомологичные политенные хромосомы почти полностью сконъюгированы, поэтому в пределах ядра усматривается 5 хромосом (рис. 1, б—е). Выделяются длинами лишь две хромосомы: хромосома I (самая длинная) и хромосома V (самая короткая), тогда как хромосомы II, III и IV по этому показателю не различаются. Таким образом, соотношение длин хромосом у *A. plumipes* выражено следующим неравенством:  $I > II = III = IV > V$ .

В данном кариотипе хромосомы I и III несут ядрышковые организаторы и своими терминальными участками связаны с ядрышками. Центромерные районы четко обозначены: в этих местах хромосомы заметно утолщены и интенсивней окрашены; хромосомы I, III и IV — мета- и субметацентрические, хромосомы II и V — акроцентрические.

Кариотип *Psectrotanypus varius*.  $2n=16$ . Анализ кариотипических особенностей данного таксона оказался нелегким. Достаточно длинные политенные хромосомы слюнных желез *P. varius*, объединяясь своими интенсивно окрашенными теломерами и зачастую налегая друг на друга и плохо расправляясь, осложняли техническую сторону работы. В связи с этим в ряде случаев трудно было решить, объединяются ли теломерами две хромосомы, или это одна двуплечая хромосома с четко обозначенной центромерой. Сопоставляя картины расположения хромосом в разных ядрах, анализируя их рисунок дисков и сравнивая цитофотокарты, удалось определить «облик» каждой хромосомы с характерными для нее морфологическими особенностями и установить диплоидное число хромосом. Гомологичные хромосомы у *P. varius* плотно сконъюгированы, поэтому в каждом ядре присутствовало 6 длинных хромосом (I—VI), одна короткая, связанная своей средней зоной с ядрышком (VII), и одна микрохромосома (VIII—m) (рис. 2, а, рис. 3, а—з). Полученные данные подтверждены на материале делящихся клеток гонад. Было установлено, что *P. varius* действительно свойственно  $2n=16$ ; все хромосомы акроцентрические, на метафазных пластинках они расположены радиально (рис. 2, б, б').

Кариотип *Procladius* sp.  $2n=8$ . В делящихся сперматогонияльных и оогонияльных клетках обнаружено четыре пары хромосом; три из них образованы крупными двуплечими хромосомами, а одна — слабо сконъюгированными акроцентриками меньших размеров (рис. 4, а). В ядрах клеток слюнных желез гомологичные хромосомы полностью сконъюгированы, создавая впечатление присутствия в клетках только четырех хромосом (рис. 4, б). В зонах центромер хромосомы утолщены и интенсивно окрашены. С ядрышком связана терминальная область малой хромосомы IV. Нельзя не отметить разное соотношение длин малых и больших хромосом на метафазных пластинках и в клетках слюнных желез с политенными хромосомами: если на стадии метафазы длина хромосомы IV равна  $\frac{1}{2}$  длины хромосомы I, то в ядрах слюнных желез соотношение становится равным  $\frac{1}{10}$ . По-видимому, уменьшение длины политенной хромосомы IV объясняется спирализацией части ее материала, сконцентрированного в гетерохроматиновом блоке.

Подводя итоги проделанной работы, следует подчеркнуть, что *A. plumipes*, *P. varius* и *Procladius* sp. резко различаются своими кариотипами. Эти различия проявляются в разных диплоидных числах и размерах хромосом, в количестве и расположении ядрышек, в структурных особенностях и рисунках дисков хромосом.

По-видимому, сем. Chironomidae в цитогенетическом плане представляет собой достаточно гетерогенную группу двукрылых насекомых, в которой объединены таксоны с различными генетическими системами, характеризующимися при этом разными числами хромосом (Keyl, Keyl, 1959; Нестерова, 1967; Michailova, 1977; Чубарева, 1977, а; Петрова и др. 1977; Петрова, Чубарева, 1978). В отличие от Chironomidae,

семейства Culicidae и Simuliidae с их высокой специализацией к кровососанию, обладают стабильными хромосомными числами:  $2n=6$  (Кикнадзе, 1967; Чубарева, 1977, б; Чубарева, Петрова, 1979).

При относительно больших числах хромосом возрастает возможность возникновения различных рекомбинаций. Естественно, при больших хромосомных числах рекомбинации повлекут за собой меньшее нарушение генетического балланса, чем при малых числах. Малое число хромосом ограничивает или вовсе исключает возможность рекомбинации, вот почему устойчивость и изоляция таксонов будет тем выше, чем меньше у них число хромосом (Навашин, Чуксанова, 1970). Действительно, устойчивые, специализированные кровососущие Culicidae и Simuliidae обладают малыми хромосомными числами ( $2n=6$ ,  $2n=4$ ).

Полученные данные свидетельствуют о перспективности кариологического метода в исследованиях двукрылых насекомых и, в частности, хирономид.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Кикнадзе И. И. Хромосомы Diptera. Сообщение 1 (эволюционное и практическое значение изучения кариотипов). — Генетика, 1967, т. 3, № 11, с. 145—165.
- Навашин М. С., Чуксанова Н. А. Число хромосом и эволюция. — Генетика, 1970, т. 6, № 4, с. 71—83.
- Нестерова С. И. Исследование гигантских хромосом у некоторых видов Chironomidae (Diptera). — Цитология, 1967, т. 9, № 5, с. 524—529.
- Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Кузьменко Н. К. Кариотипы пяти видов хирономид. — Цитология, 1977, т. 19, № 8, с. 900—905.
- Петрова Н. А., Чубарева Л. А. Особенности кариотипа хирономиды *Procladius olivacea* Meig. — Цитология, 1978, т. 20, № 10, с. 1208—1211.
- Чубарева Л. А. Кариотипические особенности и филогенетические связи реликтовых видов мошек подсем. Gynporaidinae. — Цитология, 1977а, т. 19, № 2, с. 198—209.
- Чубарева Л. А. Характеристика кариотипических признаков плезиоморфных видов мошек и предполагаемые пути эволюции кариотипов в сем. Simuliidae (Diptera). — Зоол. ж., 1977b, т. 56, вып. 10, с. 1492—1502.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Основные характеристики кариотипов мошек мировой фауны (Diptera, Simuliidae). — В кн.: Кариосистематика беспозвоночных животных. Изд. ЗИН АН СССР, Л., 1979, с. 58—95.
- Keyl H. G., Keyl I. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. 1. Bestimmungstabelle für die Gattung Chironomus auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. — Archiv f. Hydrobiol., 1959, Bd 56, H. 1—2, S. 43—57.
- Michailova P. Cytotaxonomical diagnostics of species from the genus *Cricotopus* (Chironomidae, Diptera). — Caryologia, 1977, v. 29, N 3: 291—306.



Л. А. Чубарева, Л. В. Козлова

### ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПА ХИЩНОЙ ГАЛЛИЦЫ *APHIDOLETES APHIDIMYZA* (SECIDOMYIIDAE, DIPTERA)

Хищная галлица *Aphidoletes aphidimyza* Rond. — эффективный афи-дофаг, успешно применяемый для биологической борьбы с тлями в защищенном грунте. В настоящее время уже разработана методика массового разведения и применения афидимизы и теплицах (Асякин, 1973; Бондаренко, Асякин, 1974; Бондаренко, Гавелка, 1977; Бондаренко, 1978 и др.).

Для еще большего расширения использования этого перспективного хищника требуется выяснение и уточнение целого ряда вопросов. Особый интерес представляет биология размножения этого вида. Для размножения галлица *A. aphidimyza* использует различные пути. По сведениям немецких исследователей (Uygun, 1971; Sell, 1976) афидимиза размножается только бисексуальным способом. Вуд-Бекер (Wood-Backer, 1964) сообщает о наличии у *A. aphidimyza* педогенеза. По нашим наблюдениям (Козлова, Бондаренко, 1979) у афидимизы встречается партеногенез. Следует добавить, что у данного вида обнаружена моногения (Sell, 1976); это подтверждается и результатами наших опытов. Эти факты имеют большое значение для массового разведения афидимизы и требуют более детального изучения. В первую очередь, необходимы кариологические данные, которые к настоящему времени пока весьма скудны; имеется только одна работа о морфологии политенных хромосом и кариотипических признаках галловой мушки *Aphidoletes* sp. (Гринчук, 1974). Остальные весьма немногочисленные данные относятся к цитогенетике галлиц-фитофагов и мицетофагов (White, 1946, 1948; Matuszewski, 1965; Cassagnau, 1970; Жимулев, Лычев, 1972; Гринчук, 1977).

В нашей работе предусматривается изучение цитогенетики *Aphidoletes aphidimyza*: процессов гаметогенеза, оплодотворения и ранних этапов эмбрионального развития.

Первая часть работы посвящена характеристике кариотипа данного вида.

#### Материал и методика

Объектом исследования были личинки последнего возраста перед окукливанием, которые развивались в лабораторной культуре. В работе был применен метод предварительной фиксации особей спирт-уксусной смесью (3:1) с последующей тотальной окраской в 2% ацето-орсеине и приготовлением давленных препаратов, а также метод давленных препаратов без префиксации материала. Следует отметить, что в процессе работы от первого варианта, связанного с префиксацией

особей, пришлось отказаться, отдав предпочтение второму: живая личинка помещалась на предметное стекло в каплю 2% ацетоорсеина, хитиновые покровы тела надрывались и затем следовало окрашивание в течение 30 мин. Далее отпрепарированные слюнные железы и гонады переносились в каплю 40% молочной кислоты, после чего следовало легкое надавливание покровным стеклом. Препараты изучались под микроскопом Amplival фирмы Цейсс (ГДР) с использованием сильных иммерсионных систем (90×10 и 100×10). Микрофотография проводилась с помощью бинокулярной фотонасадки МФН-11. Для измерения длин хромосом последние зарисовывались при 90×10 с применением рисовального аппарата РА-4 и измерялись курвиметром, показания которого переводились в микроны. Были измерены хромосомы 25 ядер.

Изучены выборки из двух популяций — 30 личинок ленинградской популяции и 30 личинок ташкентской популяции.

#### Результаты и обсуждение

Слюнные железы *Aphidoletes aphidimyza* представляют собой трубчатые парные образования, простирающиеся вдоль тела личинки. Они состоят из трех отделов, размеры клеток которых, как и у других представителей Cecidomyiidae (White, 1946, 1948), сильно различаются (рис. 1). На рис. 2 при одном увеличении даны три клетки из разных отделов слюнной железы, в которых, помимо разных размеров соответствующих хромосом, видна разная степень выраженности их дискоидальной структуры.

Хромосомный набор *A. aphidimyza* представлен 4 парами хромосом ( $2n=8$ ) (рис. 3, д). Вследствие полной конъюгации гомологов в ядрах слюнных желез и мальпигиевых сосудов видны только 4 негомологичных хромосомы, каждая из которых обладает четкой дискоидальной структурой и специфичным рисунком дисков (рис. 3, а—г). Хромосома I — самая длинная в наборе, хромосомы II, III и IV по длинам почти не различаются:  $I > II = III = IV$  (табл. 1).

Хромосома I, отличающаяся наибольшей длиной, распознается, кроме того, по двум пуффам, симметрично расположенным в ее дистальных участках (рис. 3, а, секции 3 и 26), и по сходному рисунку дисков на ее концах (рис. 3, а, секции 1, 2 и 27—30).

Хромосома II маркирована сближенными пуффами в проксимальной зоне, причем особенно сильно развит средний из них (рис. 3, б, секции 9—11).

Хромосома III легко распознается по связи с ядрышком (рис. 3, в, секция 6), а хромосома IV — по сблоченным и интенсивно окрашенным сложным дискам в секциях 6—10 (рис. 3, г).

Во всех хромосомах хорошо обозначены теломеры — в виде плотных терминальных дисков, зато местоположение центромер определить трудно; для этого следует использовать специальные методы дифференциальной окраски, что будет предпринято в дальнейших исследованиях. На представленных цитологических картах каждой из хромосом указаны предполагаемые зоны центромер: в хромосоме I — секция 9 (рис. 3, а), в хромосоме II — секция 11 (рис. 3, б), в хромосоме III — секция 7 (рис. 3, в), в хромосоме IV — секция 6 (рис. 3, г).

Все исследованные особи выборки ленинградской популяции обладали гомакаротипами — ни в одной из хромосом не было обнаружено ни одной перестройки. Зато в ташкентской популяции большинство проанализированных форм обладало гетерокаротипами: из 30 исследованных личинок только у 9 были гомакаротипы, а у 21 — в кариотипах зарегистрированы гетерозиготные инверсии. Перестройками затронуты хромосома I и хромосома III, связанная с ядрышком (рис. 4). В хромосоме I инверсия ( $I_1$ ) затрагивает малый участок, (секции 21—22);



небольшая перестройка имеется также в терминальной области (рис. 4, а, секции 26—28). В хромосоме III инверсия более обширная ( $I_2$ ), захватывающая секции 12—20 (рис. 4, б). Наиболее часто встречались перестройки в хромосоме I, а в хромосоме III — намного реже (табл. 2). Полученные данные свидетельствуют о гетерогенности ташкентской популяции, о неоднородности ее генофонда (70% исследованных особей несли хромосомные перестройки).

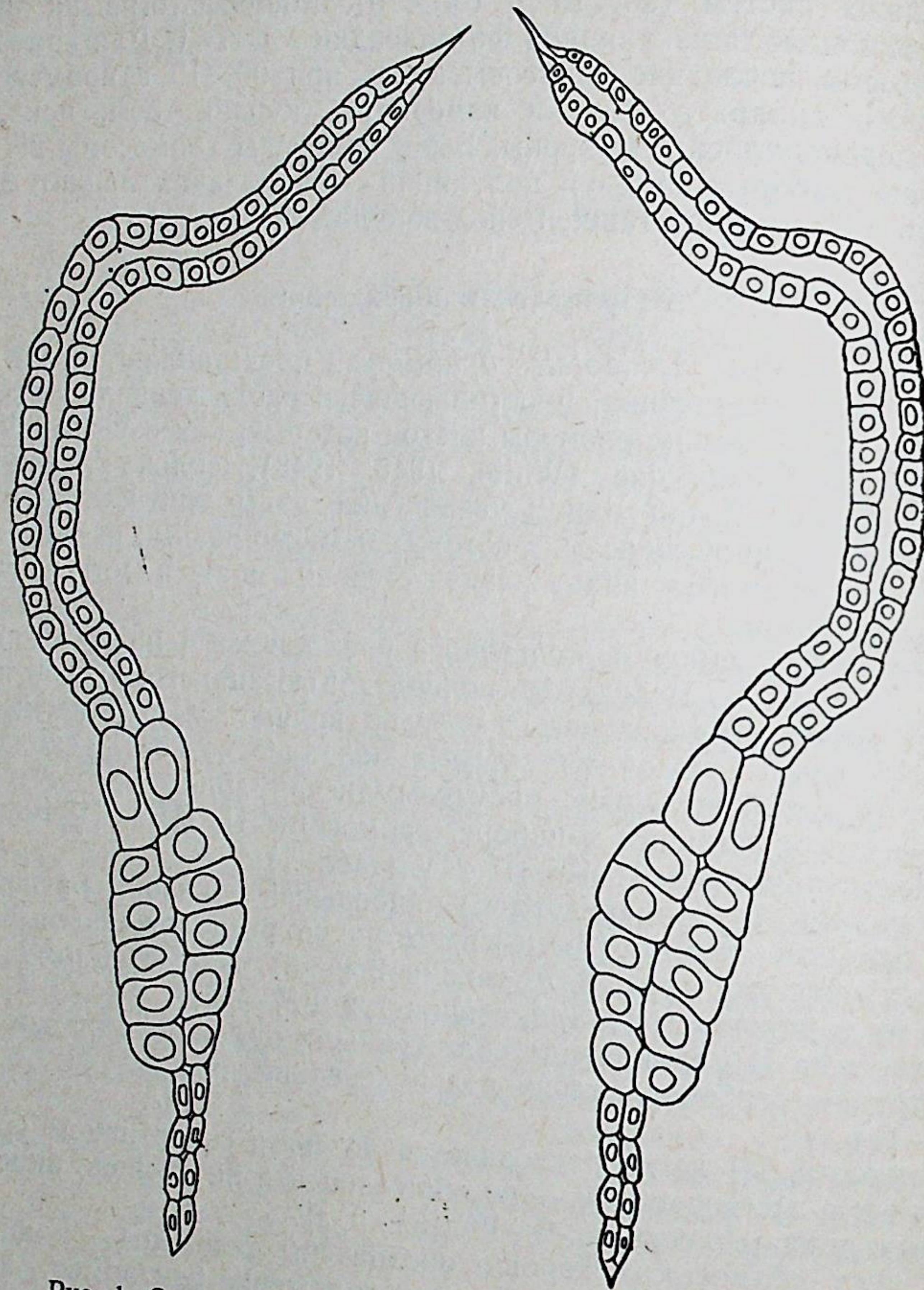


Рис. 1. Слюнные железы личинки *Aphidoletes aphidimyza*.

Таким образом, изученные в работе выборки двух разобщенных природных популяций *A. aphidimyza* кариотипически четко различаются. Ленинградская популяция — более выровненная, мономорфная, хромосомные перестройки, по-видимому, редки; ташкентская популяция отличается от нее определенной гетерогенностью, благодаря присутствию в кариотипе двух фиксированных гетерозиготных инверсий, встречающихся с достаточно большой частотой. Следует добавить, что и по морфологическим признакам и по биологическим особенностям данная выборка была более разнородной по сравнению с ленинградской.

Представлялось интересным провести сравнение кариотипов исследованного нами *A. aphidimyza* и *Aphidoletes sp.* с использованием цитопотокарт политеменных хромосом, опубликованных ранее (Гринчук,

Таблица 1

Показания длин политеменных хромосом *Aphidoletes aphidimyza* (ленинградская популяция)

№ хромосомы	Длина хромосомы, мкм
I	146,50 ± 3,30
II	119,00 ± 2,82
III	116,00 ± 3,30
IV	114,10 ± 3,20

Таблица 2

Количество особей с инверсиями в кариотипе *Aphidoletes aphidimyza* (ташкентская популяция)

Инверсия	Количество особей с данной инверсией
$I_1$	12 (40%)
$I_2$	2 (6,7%)
$I_1 + I_2$	7 (23,3%)
гомокарриотип	9 (30%)

1974). С этой целью были сопоставлены рисунки дисков гомеологичных хромосом этих видов и установлено, что оба вида характеризуются сходством основных хромосомных маркеров — соотношением длин, расположением ядрышкового организатора в хромосомах III и сближенных пуффов в хромосоме II. Было обнаружено соответствие рисунков дисков дистальных участков гомеологичных хромосом, тогда как проксимальные участки по этому показателю различались. На цитопотокартах хромосом I—IV *A. aphidimyza* (рис. 3, а—г) разным типом штриха выделены участки, которые сходны по рисунку дисков с соответствующими участками одноименных (гомеологичных) хромосом *Aphidoletes sp.* При этом видно, что в хромосоме I *A. aphidimyza* сходных участков не обнаружено.

Таким образом, на основании сопоставления кариотипов можно было убедиться в том, что сравниваемые таксоны представляют собой хорошо различающиеся виды.

Полученные в работе данные по сравнительному анализу двух разобщенных популяций исследованного вида мы рассматриваем как предварительные, проведенные на небольшом материале, которые будут продолжены с привлечением значительного числа особей.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асякин Б. П. Применение хищной галлицы в борьбе с тлями в теплицах. — Зап. ЛСХИ, 1973, т. 212, с. 10—14.
- Бондаренко Н. В. Применение хищных галлиц в борьбе с тлями в теплицах. — В кн.: Биологический метод борьбы с вредителями и болезнями растений в закрытом грунте. М., 1978, с. 22—24.
- Бондаренко Н. В., Асякин Б. П. Оценка различных способов применения хищной галлицы афидимизы *Aphidoletes aphidimyza* Rond. (Diptera, Cecidomyiidae) в борьбе с тлями на огурце в теплицах. — Зап. ЛСХИ, 1974, с. 239.
- Бондаренко Н. В., Гавелка Я. Я. Опыт применения хищной галлицы афидимизы в борьбе с тлями в крупноблочных теплицах. — Научн. тр. ЛСХИ, 1977, т. 321, с. 3—8.
- Гринчук Т. М. Морфология политеменных хромосом галловой мушки. — Цитология, 1974, т. 16, № 7, с. 899—901.
- Гринчук Т. М. Морфология политеменных хромосом галлицы *Wyatella ussuriensis* L. Структура кариотипа. — Цитология, 1977, т. 19, № 2, с. 210—214.
- Козлова Л. В., Бондаренко Н. В. О партеногенезе у хищной галлицы *Aphidoletes aphidimyza*. Научн. тр. ЛСХИ, 1979, т. 351, с. 67—70.
- Cassagnau P. Cytogenetique-polyplodie, polytenie, oligotenie, dans les glands salivaries de *Contarinia privorva* (Ril). Kieff. (Diptera, Cecidomyiidae). — C. R. Acad. Sci. D 1970 271, p. 223—225.
- Matuszewski B. Transition from polyteny to polyploidy in salivary glands of *Cecidomyiidae*. — Chromosoma, 1965, Bd. 16, N 1, S. 22—34.



- Sell P. Monogenie bei *Aphidoletes aphidimyza* Rond. (Diptera, Cecidomyiidae). — Z. ang. Ent., 1976, Bd 82, Hf 1, S. 58—61.
- Uygun N. Der Einfluß der Nahrungsmenge auf Fruchtbarkeit und Lebensdauer von *Aphidoletes aphidimyza* (Rond) (Diptera, Cecidomyiidae). — Z. ang. Ent., 1971, Bd 69, Hf 3, S. 234—258.
- White M. J. The cytology of the Cecidomyiidae (Diptera) 1. Polyploidy and polyteny in salivary gland cells of *Lestodiplosis* sp. — J. Morphol. 1946, v. 78, p. 201—220.
- White M. J. The cytology of the Cecidomyiidae (Diptera) 1. The salivary gland chromosomes of several species. — J. Morphol., 1948, v 82, N 1, p. 53—80.
- Wood-Baker G. S. Aphidivorous (Cecidomyiidae, Diptera) an investigation of the occurrence and bionomics of aphideating gallmidges, mainly in Britain. — Ent's mon. Mag., London, 1964, v. 100, p. 212—231.

Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова

### МЕТОДИКА ПРИГОТОВЛЕНИЯ ЦИТОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ДЛЯ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

В последние два десятилетия интенсифицировались исследования кариотипов разных групп беспозвоночных животных, в частности, насекомых. Особенно эффективны и перспективны работы в области цитогенетики Diptera, среди которых есть опасные кровососы — переносчики ряда тяжелых заболеваний человека и животных (мошки и комары), хищные формы, играющие важную роль в биологической борьбе с вредными насекомыми (ктыри, галлицы) и полезные некровососущие виды, водные фазы которых служат основным кормом для молоди рыб (хиромиды, мошки). Перечисленные биологические особенности подчеркивают практическую важность этих насекомых для народного хозяйства, в связи с чем необходимо всестороннее их изучение.

Тем не менее, систематика ряда групп двукрылых насекомых еще недостаточно разработана. Нередко определительные таблицы составлены применительно к одной фазе развития (личинке или имаго), что затрудняет диагностику. Зачастую определение до вида невозможно и ограничивается группой видов, морфологически почти не различимых.

Вместе с тем, наличие в ряде тканей Diptera гигантских политенных хромосом ставит эту таксономическую группу в исключительное положение по сравнению с другими насекомыми, открывая большие возможности для решения вопросов систематики, популяционной генетики, цитогенетических основ эволюции и использования полученных данных для разработки генетических методов борьбы.

Ввиду большого консерватизма дискоидальной структуры политенных хромосом двукрылых насекомых виды могут быть с большой надежностью идентифицированы по рисунку дисков, поэтому сравнительно-кариологический анализ следует шире использовать в таксономической диагностике как один из действенных методов в систематике Diptera.

По отдельным таксономическим группам имеется целый ряд отечественных и зарубежных публикаций, в которых даны кариотипические характеристики исследованных видов. При этом более изученными являются плодовые мухи (*Drosophilidae*), мошки (*Simuliidae*), хиромиды (*Chironomidae*) и комары (*Culicidae*), немногочисленные исследования имеются по цитогенетике сциарид (*Sciaridae*) и единичные работы по кариологии слепней (*Tabanidae*) и галлиц (*Cecidomyiidae*).

В отделение генетики популяций и кариосистематики Зоологического института АН СССР часто поступают запросы от сторонних специалистов с просьбой оказать им помощь в овладении кариологическими методами исследования; с той же целью сюда приезжают работники



научно-исследовательских и высших учебных учреждений, аспиранты, стажеры, студенты-практиканты, а также энтомологи из социалистических стран. Это свидетельствует о возрастающем интересе к вопросам цитогенетики и к кариосистематике, в частности.

К сожалению, в литературе почти нет специальных подробных методических руководств относительно кариологического анализа двукрылых, да и других групп насекомых, которые могли бы облегчить работу начинающих исследователей-кариологов. Некоторые сведения можно почерпнуть в отдельных работах (Прокофьева-Бельговская, 1936; Фролова, 1936; Кикнадзе, 1967; Чубарева, 1968; Чубарева, Петрова, 1968; Белянина, 1974; Гостимский и др., 1974; Макаров, Сафронов, 1978).

Все эти обстоятельства, а также определенный опыт, накопленный нами в течение ряда лет работы в области кариологии двукрылых насекомых (мошек, хирономид, галлиц), побудили нас написать данную статью методического характера.

Прежде чем приступить к описанию метода исследования, вспомним основные особенности политенных хромосом.

Во-первых, политенные хромосомы — это самые крупные хромосомы, обладающие громадными размерами по сравнению с обычными метафазными хромосомами. Например, у некоторых видов мошек (*Simuliidae*) длина одной политенной хромосомы в клетке слюнной железы достигает свыше 600 мк. Эти гигантские хромосомы, постоянно присутствуя в клетках, находятся на стадии интерфазы, т. е. в максимально деспирализованном состоянии, а следовательно, в состоянии высокой функциональной активности, связанной с интенсивным функционированием клеток той или иной ткани (слюнной железы, мальпигиевых сосудов).

Во-вторых, этим ядерным структурам свойственно еще одно исключительное качество: политения, то есть многонитчатость, которая является следствием эндомиоза, сопровождающегося накоплением числа хромосом в хромосомах каждого клеточного ядра. Дело в том, что с ростом личинки масса слюнной железы нарастает не за счет клеточных делений и увеличения числа клеток, а за счет роста и увеличения объема каждой клетки (при неизменности изначального числа клеток). В это время в ядрах происходят эндомиотические процессы: после редупликации хромосомы не расходятся, как это мы наблюдаем в митозе, а остаются плотно соединенными, находясь в деспирализованном состоянии. Накопление хромосом в результате ряда эндомиотических процессов и обуславливает многонитчатый (политенный) характер гигантских хромосом.

В-третьих, присущее всем *Diptera* явление соматической конъюгации гомологичных хромосом, заключающееся в сближении или объединении гомологов, проявляется и на политенных хромосомах. В результате этого процесса в ядрах слюнных желез при полной соматической конъюгации практически усматривается уменьшенное вдвое число хромосом. Например, у одного из кровососущих видов мошек — *Boophthora erythrocephala* — у которого  $2n=6$ , в делящихся клетках гонад, ганглиев и имагинальных дисков на стадии метафазы обнаруживаются 3 пары хромосом, а в клетках слюнных желез, в результате полной соматической конъюгации — три хромосомы, каждая из которых представляет собой продукт слияния двух гомологов. Это явление приводит как бы к дополнительному утолщению политенных хромосом.

В-четвертых, гигантские хромосомы отчетливо дифференцированы по длине — они имеют дискоидальную структуру, которая складывается из четких разной толщины и морфологии поперечных полос (дисков), разделенных светлыми междисковыми зонами. Этот рисунок определяет специфику каждой хромосомы. Каждый диск — результат сближения отдельных хромосом деспирализованной хромомемы в процессе

эндомиоза и политенизации хромосомы. Дискоидальная структура политенных хромосом наследственно закреплена и видоспецифична, и это качество используется в таксономической диагностике (при идентификации хромосом, определении местоположения различных хромосомных перестроек и сравнительно-кариологическом анализе).

Хотя клетки с политенными хромосомами можно обнаружить на всех стадиях развития двукрылого насекомого, более удобны для работы личинки старшего возраста, у которых слюнные железы достигают максимального развития, а политенные хромосомы характеризуются наибольшей степенью плоидности.

Дискоидальную структуру политенных хромосом можно отчетливо видеть в живых клетках слюнных желез, однако для кариологического анализа значительно удобнее окрашенные и хорошо расправленные хромосомы, для чего используют методику давленных ацето-орсеиновых препаратов.

Этот метод имеет ряд преимуществ по сравнению с классическим методом приготовления гистологических срезов. Он быстр и надежен. Если для изготовления гистологического препарата требуется не менее одной недели (учитывая фиксацию материала, его обезвоживание, резку на микротоме и окраску), то для приготовления ацето-орсеинового препарата может понадобиться всего лишь 20—30 мин. На «резанных» препаратах хромосомы расположены более компактно, причем всегда есть опасность «потери» хромосом или их частей, оставшихся на соседних срезах. На давленных препаратах эти моменты исключаются — хромосомы здесь распределяются на большей площади, они более доступны для тонкого анализа, причем их потери сводятся к минимуму.

#### Фиксация и окраска материала

Действенность ацето-орсеинового метода основана на одновременности двух процессов — фиксации и окраски клеточных структур; орсеин избирательно окрашивает хромосомы, а цитоплазма остается слабо окрашенной.

Существует несколько способов приготовления красителя, которые в основе сводятся к растворению порошковидного орсеина в горячей уксусной кислоте (45—60%) или в равных объемах уксусной (50%) и молочной (50%) кислот. Наиболее распространен следующий способ.

Берется небольшая колбочка объемом в 100 см<sup>3</sup>, в нее осторожно наливается 40 см<sup>3</sup> ледяной уксусной кислоты и добавляется 60 см<sup>3</sup> дистиллированной воды. Полученный объем 60%-й уксусной кислоты доводится до кипения. Предварительно надо отвесить 2 г сухого орсеина. Когда уксусная кислота закипит, колбу необходимо снять с плитки и постепенно, небольшими порциями подсыпать в нее краситель, взбалтывая круговыми движениями (растворение может быть очень бурное, и если всыпать сразу всю навеску, содержимое колбы прокипятит в течение 3—5 мин, держа колбу над плиткой, после чего раствор остудить до 50°С и профильтровать в пузырек из темного стекла с хорошо притертой пробкой. Хранить готовый 2% ацето-орсеин лучше в холодильнике. Перед употреблением нужную порцию снова профильтровать.

Поскольку в состав данного красителя входит уксусная кислота, быстро проникающая в ткани и являющаяся составной частью многих фиксирующих смесей, ацето-орсеин может быть использован в работе с живым материалом без предварительной фиксации последнего: в таком случае он выступает как фиксатор и краситель одновременно. Однако в ряде случаев (из-за специфики объекта, при работе в полевых условиях и др.) перед окраской материала и кариологическим анализом необходима еще одна процедура — фиксация материала.







В последние годы находят все более широкое применение методы дифференциальной окраски хромосом растений и животных, открывая большие возможности для тонких цитогенетических исследований этих клеточных структур. Перспективны эти методы и при анализе политенных хромосом двукрылых насекомых, в частности, — с целью определения местоположения центромера (в случаях, когда они не выявляются обычным ацето-орсеиновым методом). Пока опыт работы в этом плане очень мал, тем не менее полученные результаты, обнадеживающие (Белянина, Сигарева, 1978).

Методическая сторона работы сводится к следующему. Готовятся давленные в 20% молочной кислоте препараты политенных хромосом изучаемого объекта. Часть из них следует окрасить, как обычно, ацето-орсеином (они будут служить в качестве контроля), а оставшиеся неокрашенными подвергнуть ряду процедур. Сначала препараты выдерживаются 1 сутки в холодильнике (4°C), затем покровные стекла от них отторгаются, а препараты промываются в 96° этиловом спирте и подсушиваются на воздухе. Далее они помещаются на 15 мин в насыщенный раствор Ва(ОН)<sub>2</sub>, многократно промываются в дистиллированной воде и выдерживаются 2 часа в двойном буфере (17,53 г. хлористого натрия + 8,82 г. цитрата натрия на 1 л воды) при температуре 57°С. После промывки в дистиллированной воде и подсушивания на воздухе следует окраска стандартным раствором азур-эозина по Романовскому (5 мл красителя на 50 мл дистиллированной воды) в течение 1/2—1 мин. Препараты после подсушивания готовы для исследования. При желании сохранить их в качестве постоянных следует произвести обычную процедуру проводки через спирты, карбол-ксилол, ксилол и заключить в канадский бальзам или даммарлак.

Применение данного метода дает возможность выявить в митотических и политенных хромосомах С-диски. В результате в политенных хромосомах отчетливо видны центромеры. Сочетание в кариологической работе ацето-орсеиновой и азур-эозиновой окрасок способствует более глубокому анализу структуры гигантских хромосом.

#### Перевод временных препаратов в постоянные

Для изучения морфологии политенных и митотических хромосом пользуются микроскопами с большой разрешающей способностью (увеличения 20×10, 60×10, 90×10, 90×15, 90×20). Особое внимание нужно уделять правильной настройке микроскопа и добиваться равномерного освещения поля зрения (Наумов, Козлов, 1954).

Временные препараты, находясь в холодильнике, могут быть использованы для работы в течение одного-полутора месяцев. Для увеличения срока годности препаратов, наиболее удачные, с хорошими картинками, необходимо переводить в постоянные. Для этого они помещаются покровным стеклом вниз, в чашку Петри со смесью спирта 96° и 45%-й уксусной кислоты (1:1). Препарат должен находиться в смеси до тех пор, пока покровное стекло не отпадет от предметного. На свежих препаратах покровное стекло отделяется менее чем через час, у долго хранившихся временных препаратов этот процесс затягивается иногда до суток. Поскольку ткани с хромосомами могут оставаться и на предметном и на покровном стеклах, следует проводить их через смеси параллельно, предварительно прикрепив покровное стекло уголком к небольшому кусочку пробки или спички. Проводка обычна: спирт I, II (по 10—15 мин.), карбол-ксилол (10—15 мин.), ксилол I, II (10—15 мин.) и, наконец, препарат заключается в канадский бальзам.

Существует и другой способ перевода временных препаратов в постоянные. Для этого препарат погружают в жидкий азот на несколько секунд или помещают на «сухой лед», на 30—40 мин. Затем лезвием бритвы осторожно удаляют покровное стекло и осуществляют обычную проводку препарата через спирты возрастающей крепости (75°, 96° — I, 96° — 2, 100°), карбол-ксилол, ксилол и заключают в бальзам или даммарлак.

#### Микрофотография хромосом и принцип создания цитофотокарт политенных хромосом

В качестве основных документов, объективно отражающих морфологию хромосом, служат микрофотографии, изготовленные при помощи микрофотонасадки МФН-11, при разных увеличениях микроскопа: 20×7×1,6; 60×7×1,6; 90×7×1,1; 90×7×1,6.

Метафазные хромосомы, а также другие стадии митоза, фотографируют при 90×7×1,6. Для создания цитофотокарт политенных хромосом используют три последних увеличения. Каждая хромосома, в зависимости от ее длины, фотографируется целиком или по частям — на нескольких кадрах. После отпечатки фотоснимков следует монтировка фотографий хромосом: все части каждой хромосомы вырезаются и последовательно склеиваются, воссоздавая целую хромосому. Затем смонтированные таким образом хромосомы набора наклеиваются на плотную белую бумагу и по наиболее заметным дискам разбиваются на участки и районы (секции), обозначаемые либо только цифрами, либо цифрами и буквами. Хромосомы обозначаются римскими цифрами — I, II, III и т. д. — соответственно уменьшению длин. Различие в длинах способствует их быстрому определению. Если хромосомы одинаковых размеров, то их распознавание и обозначение невозможны без учета их основных маркеров. Деление каждой хромосомы на районы и их нумерация арабскими цифрами (1, 2, 3, 4 и т. д.) начинаются от короткого плеча. Некоторые зарубежные исследователи применяют единую (сквозную) нумерацию всех хромосом кариотипа. Допустим, у какого-то вида  $2n=6$ , причем длины хромосом различаются ( $I > II > III$ ); тогда по нашей методике хромосомы I, II и III могут быть разделены на районы (секции или участки) следующим образом: хромосома I — с 1 по 40, хромосома II — с 1 по 30, хромосома III — с 1 по 20; согласно другой методике: хромосома I с 1 по 40, хромосома II с 41 по 70, хромосома III с 71 по 90. В процессе работы, связанной с сравнительно-кариологическим анализом, мы убедились, что используемая нами методика деления хромосом удобнее.

#### Измерение длин политенных хромосом

S (short) — короткое плечо, L (long) — длинное, C — центромерный район, N (nucleole) — ядрышковый организатор или ядрышко, BR (Baldi-iani Ring) — кольцо Бальбиани, I или Inv. — инверсия, P — пуфф, Tr — транслокация, Ch — хромоцентр.

Целесообразно применять морфометрический метод, позволяющий определять математические параметры хромосом, прежде всего их аб-

солютную ( $l_1$ ) и относительную  $\frac{l_1}{l_1+l_{II}+l_{III}}$  длины, центромерный индекс  $\frac{S_1}{l_1}$  или отношение  $S_1$  к  $L_1$  плеч. По последним показателям определяется форма хромосомы: метацентрическая, если  $S=L$ , субметацентрическая, если  $L>S$  и телоцентрическая, если  $S=0$ . Для получения этих показателей необходимо зарисовать контуры, каждой хромосомы под микроскопом. Используются рисовальные аппараты РА-4 или РА-6.



Как правило, рисунки делаются при увеличении  $90 \times 10$ , можно выбрать и другое увеличение. Важно рисовать при одном увеличении, чтобы иметь сравнимые данные. Необходимо зарисовывать хромосомы не менее чем из 30 ядер каждого вида, а в некоторых случаях и каждой популяции. Длины зарисованных хромосом затем измеряются курвиметром. Из числовых показателей составляются вариационные ряды, которые обрабатываются методами вариационной статистики (Плохинский, 1961, 1967; Рокитский, 1961).

После этого посредством объект-микрометра полученные усредненные величины переводятся из сантиметров в микроны.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белянина С. И. Инструкция к кариологическому анализу хирономид, 1964—1971. Материалы VII заседания межсекционной рабочей группы по проблеме Исследование продуктивности вида в пределах ареала. Вильнюс, 1974, с. 71—74.
- Белянина С. И., Сигарева Л. Е. Дифференциальная окраска хромосом хирономид. 1. С-диски политенных хромосом *Chironomus plumosus*. — Цитология, 1978, т. 20, № 6, с. 707—709.
- Гостимский С. А., Дьякова М. И., Ивановская Е. В., Монахова М. А. Практикум по цитогенетике. Изд. МГУ, М., 1974, 171 с.
- Кабанова В. М., Карташова Н. Н., Стегний В. Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в среднем приобье. 1. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae*. — Цитология, 1972, т. 14, № 5, с. 630—636.
- Кикнадзе И. И. Хромосомы Diptera. Сообщение 1. Culicidae (эволюционное и практическое значение изучения кариотипов). — Генетика, 1967, т. 3, № 11, с. 145—165.
- Куражковская Т. Н. Строение слюнных желез личинок хирономид. Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества, 1969, 19 (22), с. 185—195.
- Куражковская Т. Н. Гистохимический анализ слюнных желез личинок Chironomini (Diptera, Chironomidae). — Биология внутренних вод, информ. бюллетень, 1971, № 12, с. 38—42.
- Куражковская Т. Н. Строение кишечника и слюнных желез личинок Tanypagini (Diptera, Chironomidae). — Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных, 1974, вып. 25 (28), с. 195—201.
- Макаров В. Б., Сафронов В. В. Цитогенетические методы анализа хромосом. М., 1978, 85 с.
- Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М., 1954, 312 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961, 230 с.
- Плохинский Н. А. Алгоритмы в биометрии. МГУ, М., 1967, 80 с.
- Прокофьева-Бельговская А. А. Новые успехи ацето-орсеинового метода изучения хромосом. — Успехи совр. биол. 1936, 5 (4), 683—708.
- Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики. Минск, 1961.
- Фролова С. А. Ацето-карминовая методика и ее применение при цитогенетических работах по *Drosophila*. — Усп. совр. биол., 1936, 5, 3 с. 472—478.
- Чубарева Л. А. Триплоидия в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 6, с. 750—754.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 10, с. 1248—1256.

#### РЕФЕРАТЫ

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771.

Кариотипический состав популяций хирономиды *Endochironomus impar* Walk. из водоемов Ямала и Полярного Урала. С. И. Белянина. — В кн.: Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 4—9.

Изучены кариотипы клеток слюнных желез личинок *Endochironomus impar* из двух географически разобщенных популяций — из водоемов Ямала и Полярного Урала. Обнаружено, что исследованный вид состоит из разнохромосомных форм — все особи ямальской популяции обладают  $2n=8$ , в то время как личинки с Полярного Урала в большинстве случаев (93,50%) характеризуются  $2n=6$ . Предполагается, что форма с  $2n=6$  возникла в результате тандемного соединения центромеры короткой хромосомы с теломерным районом одной из длинных хромосом кариотипа с  $2n=8$ . В ямальской популяции у особей с  $2n=8$  не найдено ни одной перестройки, в то время как личинки с  $2n=6$  (Полярный Урал) обладали высоким хромосомным полиморфизмом. По-видимому, между формами с разным числом хромосом существует репродуктивная изоляция даже в пределах одного и того же биотопа, так как гибридов между разнохромосомными формами этого вида на выявлено. Илл. — 4, табл. — 3, библ. — 21 назв.

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771.

Кариотип природной популяции *Chironomus plumosus* из Ивановского водохранилища в районе Конаковской ГРЭС. С. И. Белянина, С. А. Мосияш. — В кн.: Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 10—13.

Обнаружены различия в хромосомной структуре популяции *Chironomus plumosus* из Ивановского водохранилища, обитающей в зоне естественного температурного режима и в зоне повышенной температуры. Табл. — 1, илл. — 1, библ. — 10 назв.

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771

Функциональная организация политенных хромосом и вопросы кариосистематики. Н. Б. Ильинская. — В кн.: Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 14—22.

Существенная особенность политенных хромосом — их естественная поперечная исчерченность — позволяет улавливать незначительные перестройки, что обусловило успех использования их в кариосистематике. Политенные хромосомы, в отличие от митотических, функционально активны, рисунок дисков отражает, наряду с последовательностью генов, их дифференциальную функциональную активность. Сочетание генотипической и фенотипической характеристик вносит некоторые затруднения в кариоанализ. В процессе развития личинок хирономид изменения фенотипа политенных хромосом незначительны, рисунок дисков меняется мало. При резких отличиях условий развития или функционального состояния насекомых возможны значительные изменения рисунка дисков как в отдельных хромосомах (аллоциклия), так и во всех хромосомах набора в целом — в сезонном цикле развития. Эти изменения обратимы и их следует учитывать при проведении цитодиагностики видов. Илл. — 1, библ. — 85 назв.

УДК 576.312.342 : 578.086.3 : 595.771

Электронномикроскопическое картирование политенных хромосом слюнных желез *Chironomus thummi* К. И. И. Кикнадзе, Н. А. Перов. — В кн.: Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., т. 95, с. 23—30.

Проведено исследование ультраструктуры и картирование рисунка дисков политенных хромосом слюнных желез *Chironomus thummi* К, уточнено число дисков и получено более четкое представление об их морфологии. Установлено, что у хирономуса нет большого расхождения в числе дисков, обнаруживаемых в световом и электронном микроскопе. Показано также большое значение электронномикроскопических исследований для оценки функционального состояния и цитохимической характеристики хромосомных локусов. Сделано заключение о необходимости постоянного сочетания электронномикроскопического картирования хромосом с тщательным картированием хромосом на давленных препаратах и с прижизненным изучением рисунка дисков в фазовом контрасте. Табл. — 1, илл. — 10, библ. — 28.



Инверсионный полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus* L. Ф. Л. Максимова. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 31—39.

Проведено каритипическое исследование 12 природных популяций личинок *Chironomus plumosus*. Выявлены характерные для каждой из них гетеро- и гомозиготные инверсии. Самый высокий уровень гетерозиготности обнаружен у личинок популяций из центральных районов европейской части Союза. Всего выделено 13 типов парацентрических инверсий, локализованных в 3 длинных хромосомах. 6 типов инверсий обнаружено как в гетеро-, так и в гомозиготном состоянии, 7 — только в гетерозиготной форме. Изучено частотное распределение гомо- и гетерозигот трех общих для всех популяций инверсий: IA-2, IB-2 и IID-1. Обнаружено, что данные инверсии имеют клинальное распределение с запада на восток с полным или почти полным выщеплением инверсионных гомозигот. Выявленный инверсионный полиморфизм объясняется, с одной стороны, высокой адаптивной ценностью гетерозигот, а с другой — разнонаправленным отбором инверсионных гомозигот по ареалу. Выделены зоны популяций, отличающиеся каритипическими особенностями. Высказывается предположение о наличии нескольких каритипических рас внутри вида *Ch. plumosus*. Табл. — 1, илл. — 1, библи. — 32 назв.

УДК 576.575.12.1 : 312.37 : 595.771

Взаимодействие инверсий в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae*, дифференциация его карифонда и механизмы поддержания популяционно-генетического гомеостазиса. Ю. М. Новиков. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 40—49.

В результате цитогенетического анализа географически удаленных популяций *A. messeae* установлено, что выявленное ранее взаимодействие инверсий носит общевидовой характер и реализуется на основе ассортативного спаривания особей. Выявлено циклическое вариирование каритипической структуры одной из западно-сибирских популяций, зависящее от температурного режима среды. Четкая корреляция между географическим распространением инверсионных комплексов и их динамикой во времени позволяет сделать вывод о том, что распространение инверсий IIR1 и IIR2 по видо-популяционно-генетическому гомеостазису. Показано, что объективно отражает каритипическую структуру популяций анализ, выполненный на имаго. Для оценки цикла вариирования каритипической структуры необходимо и достаточно исследовать структуру популяции на нижней границе цикла (первое поколение) и на его верхней границе (состояние диапаузы). Полученные результаты подтверждают высказанное ранее предположение, что инверсионное взаимодействие в популяциях *A. messeae* представляет собой адаптивный полиморфизм высокого уровня, не ведущий к дивергенции. Табл. — 1, илл. — 2, библи. — 7 назв.

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771.

К систематике видов рода *Chironomus* (Chironomidae) озера Севан В. Я. Панкратова, Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 50—54.

На основе проведенного морфологического и кариологического анализа следует считать, что в литорали оз. Севан обитает *Ch. (Camptochironomus) tentans* F. (личиночная форма типа *plumosus*); в сублиторали — *Ch. plumosus* (личиночная форма *semi-reductus*); в профундали живут личинки *Chironomus* (личиночная форма *batophilus*). Метаморфоз которых пока не изучен. Илл. — 2, библи. — 15 назв.

Цитологическое определение пола у мошек (Diptera, Simuliidae). Н. А. Петрова. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 55—58.

В сем. Simuliidae установлен механизм определения пола типа XX-XV, женский пол гомогаметен, мужской гетерогаметен. Половыми хромосомами у мошек могут быть любые из трех пар аутосом, которые гомологичны на большем своем протяжении. Половая детерминация контролируется небольшим сегментом хромосомы, который обнаруживается по различным гетерозиготным перестройкам (пара-, перичентрическим и перинуклеолярным инверсиям, транслокациям ядрышкового организатора и др.), сохраняющим в генофонде вида генные блоки V-дифференцированного сегмента. Такой тип определения пола возникает, по-видимому, вне зависимости от возраста вида: он обнаружен как у примитивных, так и у молодых, широко распространенных видов. Илл. — 1, библи. — 14 назв.

УДК 576.575.12.1 : 312.37 : 595.771

Пространственно-временная стационарность инверсионного полиморфизма у малярийного комара *Anopheles messeae* (Culicidae). В. Н. Стегний. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 59—64.

На основе длительного цитогенетического контроля адаптивного инверсионного полиморфизма в географически отдаленных популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* постулируется временная частотная устойчивость инверсионных генотипов, наряду с сильными градиентами этих частот в пространстве ареала. Подобная стационарность видовой генетической системы объясняется наличием мощных гомеостатирующих механизмов, способных неограниченно долго обеспечивать статус вида в любой из составляющих его популяций. Табл. 1, илл. — 1, библи. — 15 назв.

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771

Каритипы трех видов таниподин (Tanypodinae, Chironomidae). Л. А. Чубарева. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 65—67.

На давленных ацето-орсеиновых препаратах изучены каритипы трех видов таниподин. Установлено, что они четко различаются числами хромосом, различным соотношением длин и спецификой структурных особенностей политенных хромосом. *Anatopynia plumipes* —  $2n=10$ ; *Psectrotanypus varius* —  $2n=16$ ; *Procladius* sp. —  $2n=8$ . Илл. — 4, библи. — 10 назв.

УДК 576.12 : 312.37 : 595.771.

Характеристика каритипа хищной галлицы *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera, Cecidomyiidae). Л. А. Чубарева, Л. В. Козлова. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 68—72.

Дана каритипическая характеристика двух разобщенных популяций хищной галлицы *Aphidoletes aphidimyza*. Установлено, что хромосомный набор представлен 4 парами хромосом ( $2n=8$ ) с четкой дискоидальной структурой и специфичным рисунком дисков. Гомологи плотно сконъюгированы, соотношение длин хромосом в виде неравенств  $I, II=III=IV$ . Обе популяции каритипически различаются благодаря присутствию в карифонде одной из них фиксированных гетерозиготных инверсий. Табл. 2, илл. 5, библи. 14 назв.

УДК 576.12 : 312 : 37 : 595.771.

Методика приготовления цитологических препаратов для кариологического изучения двукрылых насекомых. Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова. — В кн.: Новые данные по карисистематике двукрылых насекомых. Труды Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, т. 95, с. 73—80.

Даны методики приготовления давленных препаратов политенных хромосом ряда двукрылых насекомых (префиксация, окраска ацето-орсеином и эозин-азуром, перевод временных препаратов в постоянные, изготовление цитофотокарт, измерение длин хромосом). Подчеркивается перспективность работы с данными объектами в связи с вопросами систематики, генетики популяций, микроэволюции. Библи. 16 назв.



SUMMARY

**Karyotypical composition of the populations of chironomid *Endochironomus impar* Walk. from some reservoirs of Jamal and the Arctic Ural Mountains. Belyanina S. I.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

As a result of investigation of *Endochironomus impar* from different localities it was established that this species in a reservoir of Jamal has  $2n=8$ , but a population from a reservoir of Polar Ural has  $2n=6$  (93,5%). The first population has not any chromosomal rearrangements but the second on the contrary possesses an extensive chromosomal polymorphism. The form with  $2n=6$  is believed to be caused by the chromosome joining «centromere-telomere» in form  $2n=8$ . There exists a reproductive isolation between the two chromosomal forms.

**The karyofond of the natural population of *Chironomus plumosus* L. from the Ivankovskiy reservoir in the region of the water power station Konakovskaja. Belyanina S. I., Mosiash S. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

Observations were made on the chromosomal peculiarities of *Chironomus plumosus* from different areas of reservoir Ivankovskiy (Kalinin region) with natural and higher temperatures. It was shown, that under different conditions the populations studied differed karyologically.

**Functional organization of polytene chromosomes in relation to karyosystematic problem. Iljinskaya, N. B.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

Under variable environments and different functional conditions pronounced variability of chromosome banding in Diptera has been observed. This variability must be taken into account in karyosystematic works.

**Electron-microscopical linkage of the salivary glands polytene chromosome of *Chironomus thummi* K. Kiknadze I. I., Perov N. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

It was shown that the electron-microscopical study is of the great importance for estimation of the functional condition and cytochemical loci. The combination of the above and routine methods is needed.

**Inversional polymorphism of the natural populations of *Chironomus plumosus* L. Maximova F. L.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

Karyotypical study of 12 natural populations of *Chironomus plumosus* has been performed. It appeared, that highest heterozygosity is peculiar to the populations from central regions of the European part of the USSR. The presence of some karyotypical races in *Ch. plumosus* is supposed.

**The interaction of the inversions in the populations of malaria mosquito *Anopheles messeae*, the differentiation of its karyofond and the mechanisms of supporting of population-genetical homeostasis. Novikov Y. M.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

It was shown that the inversion interaction in populations of *Anopheles messeae* is of general species character and is due to the assortative breeding of individuals. The mechanisms of the population-genetic homeostasis are discussed. The data obtained confirm that the inversion interaction in populations of *A. messeae* is adaptive polymorphism of a high level which has not resulted in divergence.

**On the systematics of some genus *Chironomus* (Chironomidae) from the Sevan Lake. Pankratova W. J., Chubareva L. A., Petrova N. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

The morphological and karyological analysis of *Chironomus* spp. from the Sevan Lake allows to detect the following: *Ch. (Camptochironomus) tentans* F. (*forma larvalis plumosus*) — in littoral; *Ch. plumosus* (f. l. *semireductus*) — in sublittoral, in profundal inhabited by the larvae of *Chironomus* (f. l. *batophilus*) with till unknown metamorphosis.

**The cytological sex determination of blackflies (Simuliidae). Petrova N. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

Sex determination in Simuliidae is XX—XV. The males are heterogametic, the females have XX-constitution. Sex chromosomes may be presented by any of three autosome pairs, which are homologous along the most part of their lengths. Sex is controlled by a little chromosome segment, which may be detected due to different rearrangements (conserving gene blocks of Y-differentiated segment in species genepool), such type of sex determination in Simuliidae has probably arisen irrespective of phylogenetic age of species (it is both in primitive and apomorphic wide-spread species), since.

**The spatial-temporary stationarity of the inversional polymorphism of *Anopheles messeae* (Culicidae). Stegnyy V. N.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

The stability of the species-specific genetical system in *Anopheles messeae* may be explained by the existence of the vigorous homeostatic mechanisms. These mechanisms keep the species as such for an unlimited period of time in any population.

**The karyotypes of three species of Tanypodinae (Chironomidae). Chubareva L. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

Karyotypes of 3 species of Tanypodinae have been examined. The chromosomal sets differ in  $2n$ , the correlation of chromosomal lengths and some structure peculiarities of the polytene chromosomes: *Anatopynia plumipes*  $2n=10$ ; *Psectrotanypus varius*  $2n=16$ ; *Procladius* sp.  $2n=8$ .

**The karyotypical peculiarities of raptorial *Aphidoletes aphidimyza* Rond (Cecidomyiidae). Chubareva L. A., Kozlova L. V.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

The chromosome investigation of two different populations *Aphidoletes aphidimyza* Rond. have been carried out. The species studied has  $2n=8$ ; the chromosomes are characterized with distinctly discoidal structure and specific banding. The homologues are conjugated closely and chromosome lengths correlate as  $I > II = III = IV$ . One population differs from another in the presence of fixed heterosigous inversions.

**A method for making of the cytological preparations for karyological study of Diptera. Chubareva L. A., Petrova N. A.** In the book: New data on karyosystematics of Diptera.

The squash techniques for polytene chromosomes of some Diptera are reported. The polytene chromosome study may be very helpful to elucidate some problems of the systematics, population genetics and microevolution.



## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
С. И. Белянина. Кариотипический состав популяций хирономиды <i>Endochironomus impar</i> Walk. из водоемов Ямала и Полярного Урала . . . . .	4
С. И. Белянина, С. А. Мосияш. Кариофонд природной популяции <i>Chironomus plumosus</i> L. из Ивановского водохранилища в районе Конаковской ГРЭС . . . . .	10
Н. Б. Ильинская. Функциональная организация политенных хромосом и вопросы кариосистематики . . . . .	14
И. И. Кикнадзе, Н. А. Перов. Электронномикроскопическое картирование политенных хромосом слюнных желез <i>Chironomus thummi</i> K. . . . .	23
Ф. Л. Максимова. Инверсионный полиморфизм природных популяций <i>Chironomus plumosus</i> L. . . . .	31
Ю. М. Новиков. Взаимодействие инверсий в популяциях малярийного комара <i>Anopheles messeae</i> , дифференциация его кариофонда и механизмы поддержания популяционно-генетического гомеостаза . . . . .	40
В. Я. Панкратова, Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова. К систематике видов рода <i>Chironomus</i> (Chironomidae) озера Севан . . . . .	50
Н. А. Петрова. Цитологическое определение пола у мошек (Diptera, Simuliidae) . . . . .	55
В. Н. Стегний. Пространственно-временная стационарность инверсионного полиморфизма у малярийного комара <i>Anopheles messeae</i> (Culicidae) . . . . .	59
Л. А. Чубарева. Кариотипы трех видов таниподин (Tanypodinae, Chironomidae) . . . . .	65
Л. А. Чубарева, Л. В. Козлова. Характеристика кариотипа хищной галлицы <i>Aphidoletes aphidimyza</i> (Diptera, Cecidomyiidae) . . . . .	68
Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова. Методика приготовления цитологических препаратов для кариологического изучения двукрылых насекомых . . . . .	73

## CONTENTS

Belyanina S. I. Karyotypical composition of the populations of chironomid <i>Endochironomus impar</i> Walk from some reservoirs of Jamal and the Arctic Ural Mountains . . . . .	4
Belyanina S. I., Mosiash S. A. The karyofond of the natural population of <i>Chironomus plumosus</i> L. from the Ivankovskyi reservoir, the region of the Konakovskaja water power station . . . . .	10
Iljinskaya N. B. Functional organization of polytene chromosomes in relation to karyosystematic problems . . . . .	14
Kiknadze I. I., Perov N. A. Electron-microscopical linkage of the salivary glands polytene chromosome of <i>Chironomus thummi</i> K. . . . .	23
Maximova F. L. Inversional polymorphism of the natural populations of <i>Chironomus plumosus</i> L. . . . .	31
Novikov Y. M. The interaction of the inversions in the populations of malaria mosquito <i>Anopheles messeae</i> Fall, the differentiation of its karyofond and the mechanisms of supporting of population-genetical gomeostasis . . . . .	40
Pankratova V. Y., Chubareva L. A., Petrova N. A. On the systematics of some <i>Chironomus</i> species (Chironomidae) from the Sevan Lake . . . . .	50
Petrova N. A. The cytological sex determination of blackflies (Simuliidae) . . . . .	55
Stegniy V. N. The spatial-temporary stationarity of the inversional polymorphism of <i>Anopheles messeae</i> Fall. (Culicidae) . . . . .	59
Chubareva L. A. The caryotypes of three species of Tanypodinae (Chironomidae) . . . . .	65
Chubareva L. A., Kozlova L. V. The karyotypical peculiarities of gallmidge <i>Aphidoletes aphidimyza</i> Rond (Cecidomyiidae) . . . . .	68
Chubareva L. A., Petrova N. A. A metod for making of cytological preparations for caryogical study of Diptera . . . . .	73



ИЛЛЮСТРАЦИИ

НОВЫЕ ДАННЫЕ  
ПО КАРИОСИСТЕМАТИКЕ  
ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Труды Зоологического института

Том 95

Утверждено к печати  
Зоологическим институтом АН СССР

План 1980 г.

Редактор Т. А. Асанович  
Художник Т. Г. Кашицкая

Сдано в набор 17.10.79. Подписано в печать 29.12.80. М-21111. Формат 70×108<sup>1/16</sup>.  
Бумага № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 5,5+1,75 вкл.=7,25.  
Усл. печ. л. 8,40. Уч.-изд. л. 8. Тираж 800 экз. Тип. зак. 2768. Цена 1 руб.

Зоологический институт АН СССР, 199164, Ленинград, Университетская наб., 1.  
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.



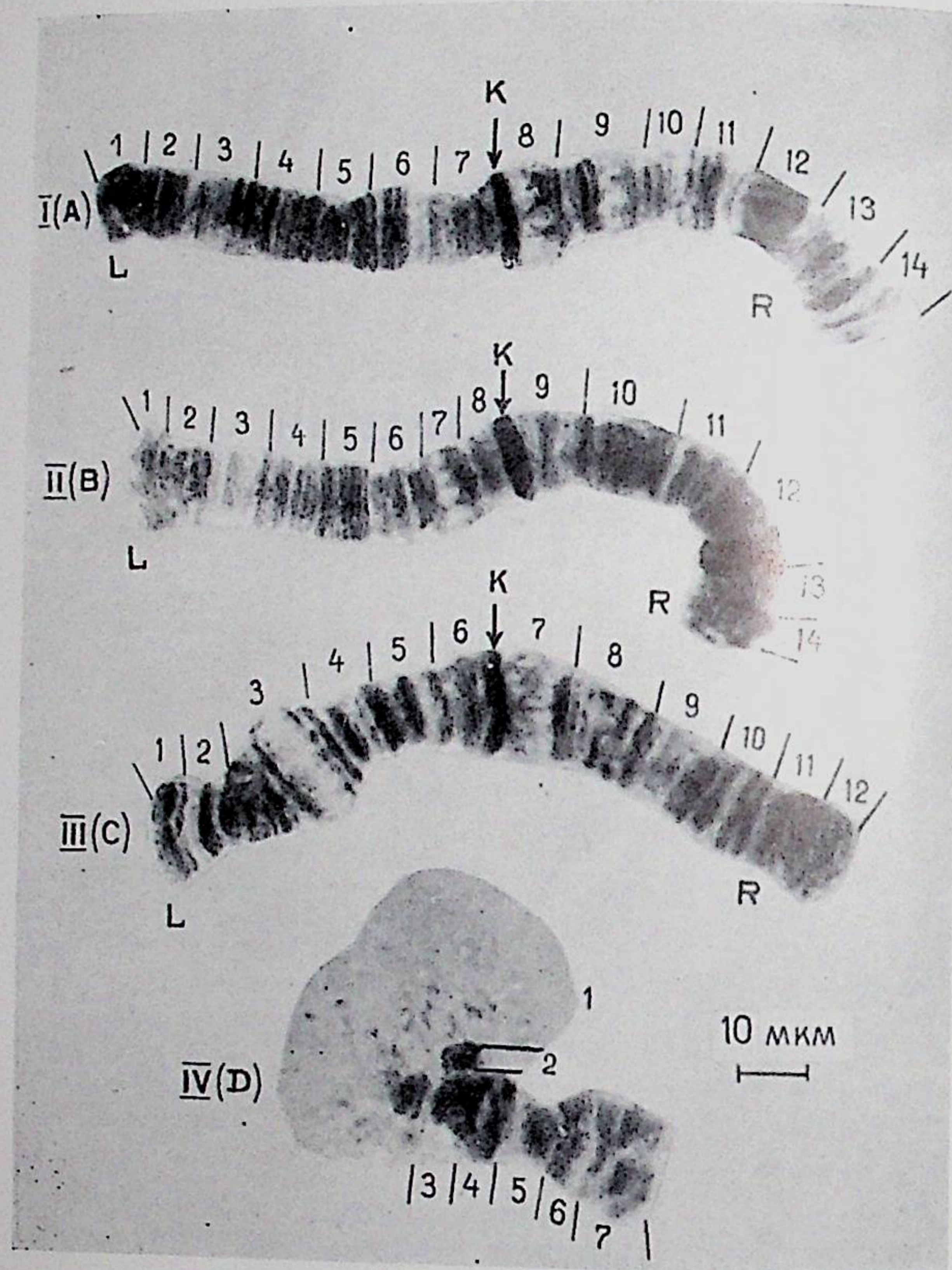


Рис. 2. Фотокарта кариотипа *Endochironomus imrag*, формы с  $2n=8$ .  
Обозначения те же, что на рис. 1

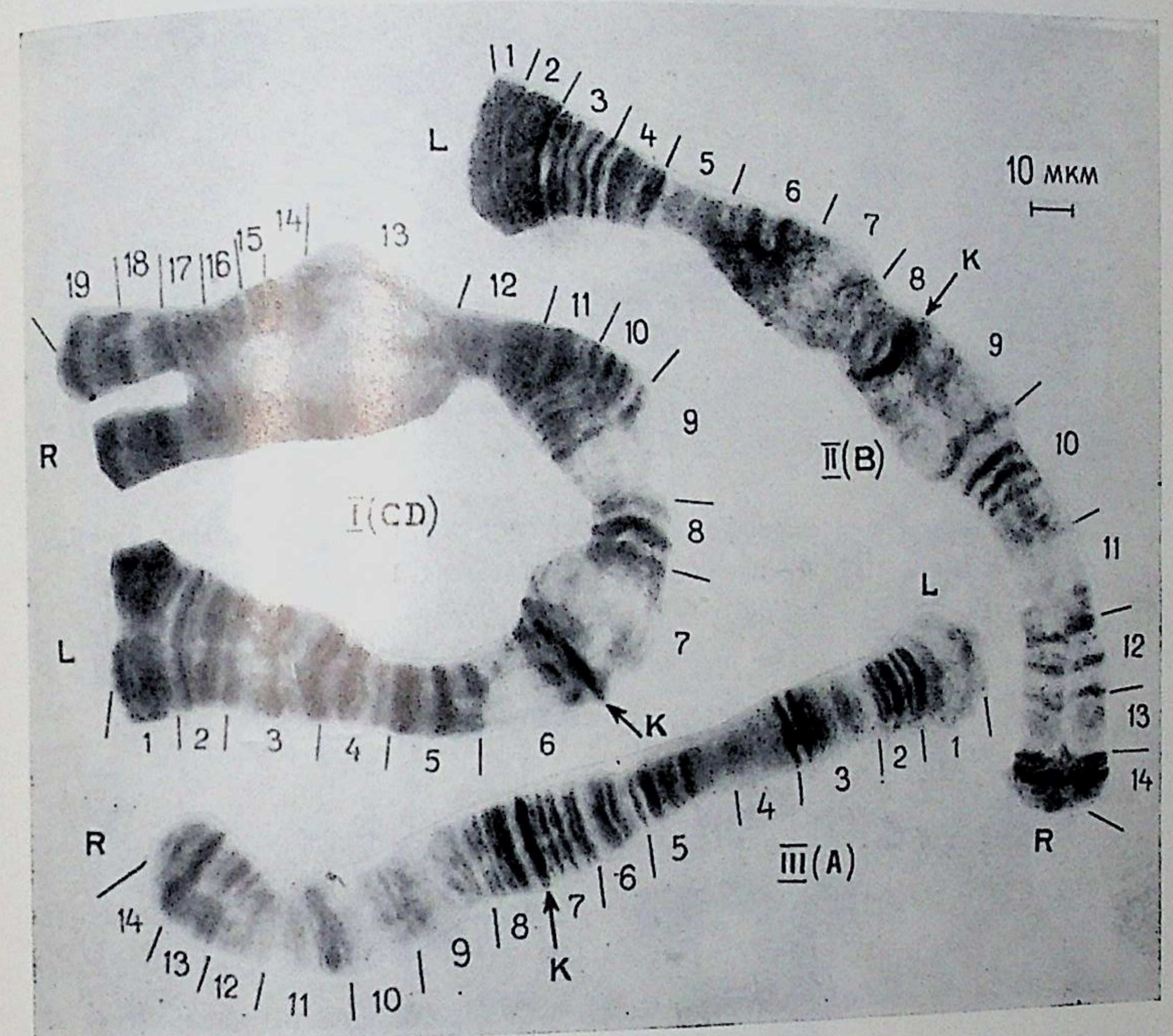


Рис. 3. Фотокарта кариотипа *Endochironomus imrag*, формы с  $2n=6$ .  
Обозначения те же, что на рис. 1.



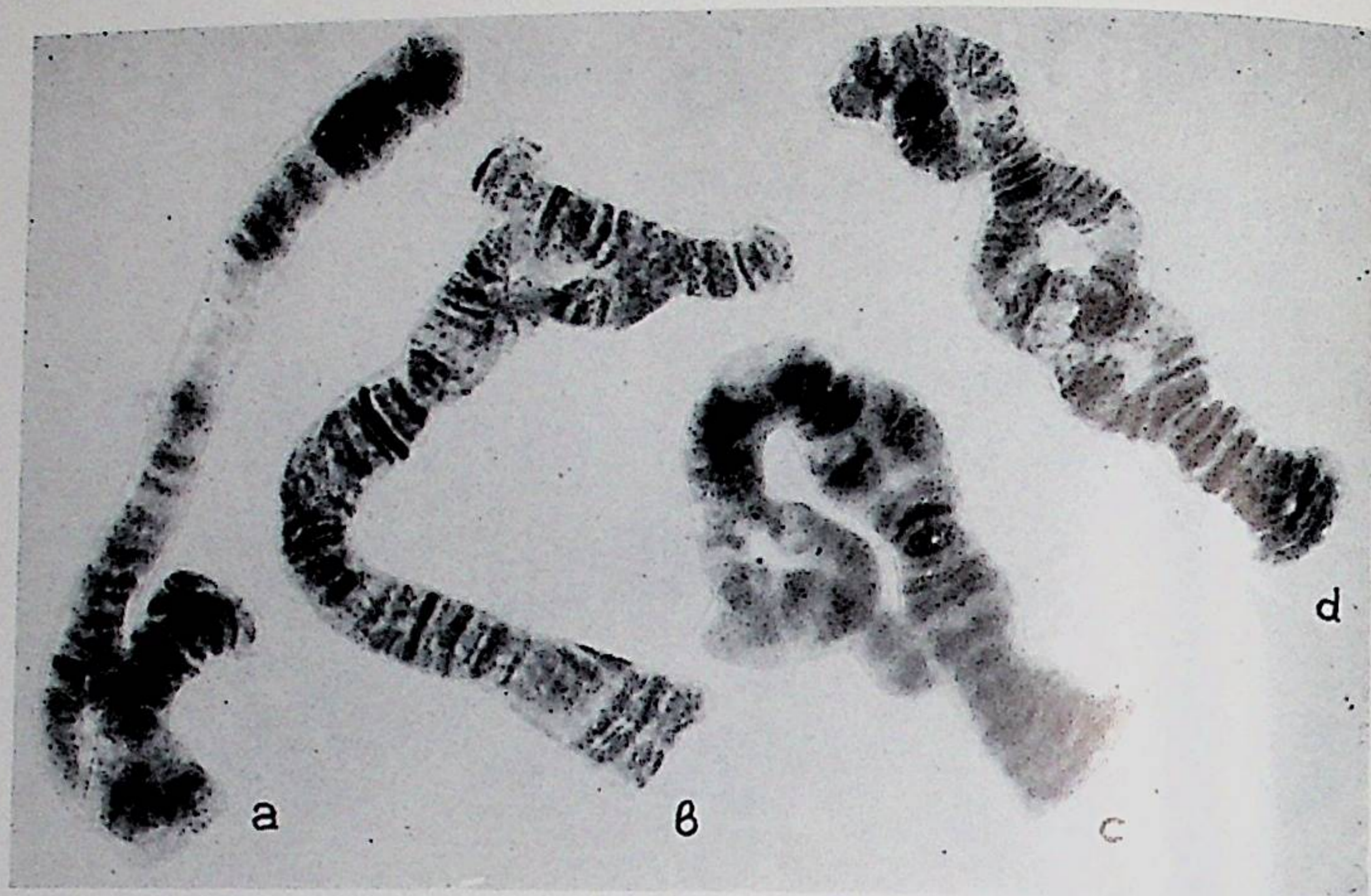


Рис. 4. Инверсии в карнофонде *Endochironomus impar*, формы с  $2n=6$ .  
а — инверсия IIIР, б — инверсия III, с — инверсия IR, д — инверсия IRL.

К статье Беляниной С. И. и Мосияш С. А., стр. 10—13



Рис. 2. Карнотип *Ch. plumosus* с нарушением конъюгации гомологов (хромосомы I и II).  
Об.  $\times 20 \times$  ок. 15.



Хромосомные наборы ядер слюнных желез личинок *Chironomus plumosus* усть-ижорской популяции.

Личинки IV возраста 4 фазы зрелости, собраны: а — летом; б — ранней осенью; в, г, д — в конце зимы. Зафиксированы: а, б, в — на месте сбора; г, д — в лаборатории; г — через час после пребывания при комнатной температуре; д — через неделю после пребывания в холодильнике.  
Римскими цифрами обозначены номера хромосом.



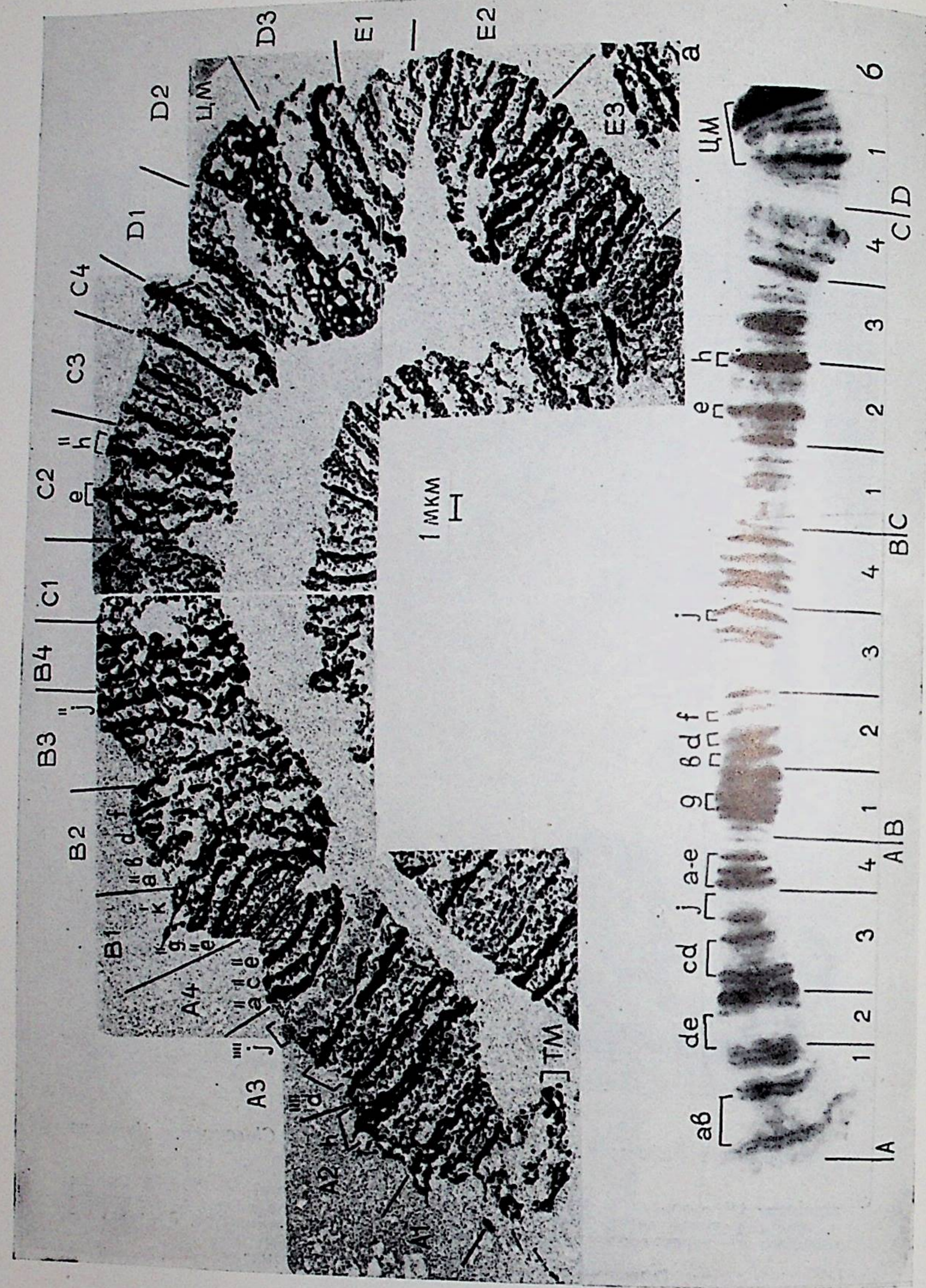


Рис. 1. Электронномикроскопическая (а) и светоптическая (б) фотокарты правого плеча хромосомы I (предкуколка).  
Здесь и на других рисунках указаны подразделения хромосом в соответствии с картой Хейгеля (Hagele, 1970). Около крупных дисков их символами отмечено число дисков по световой карте. Ц/М — центромерный район, ТМ — теломера.

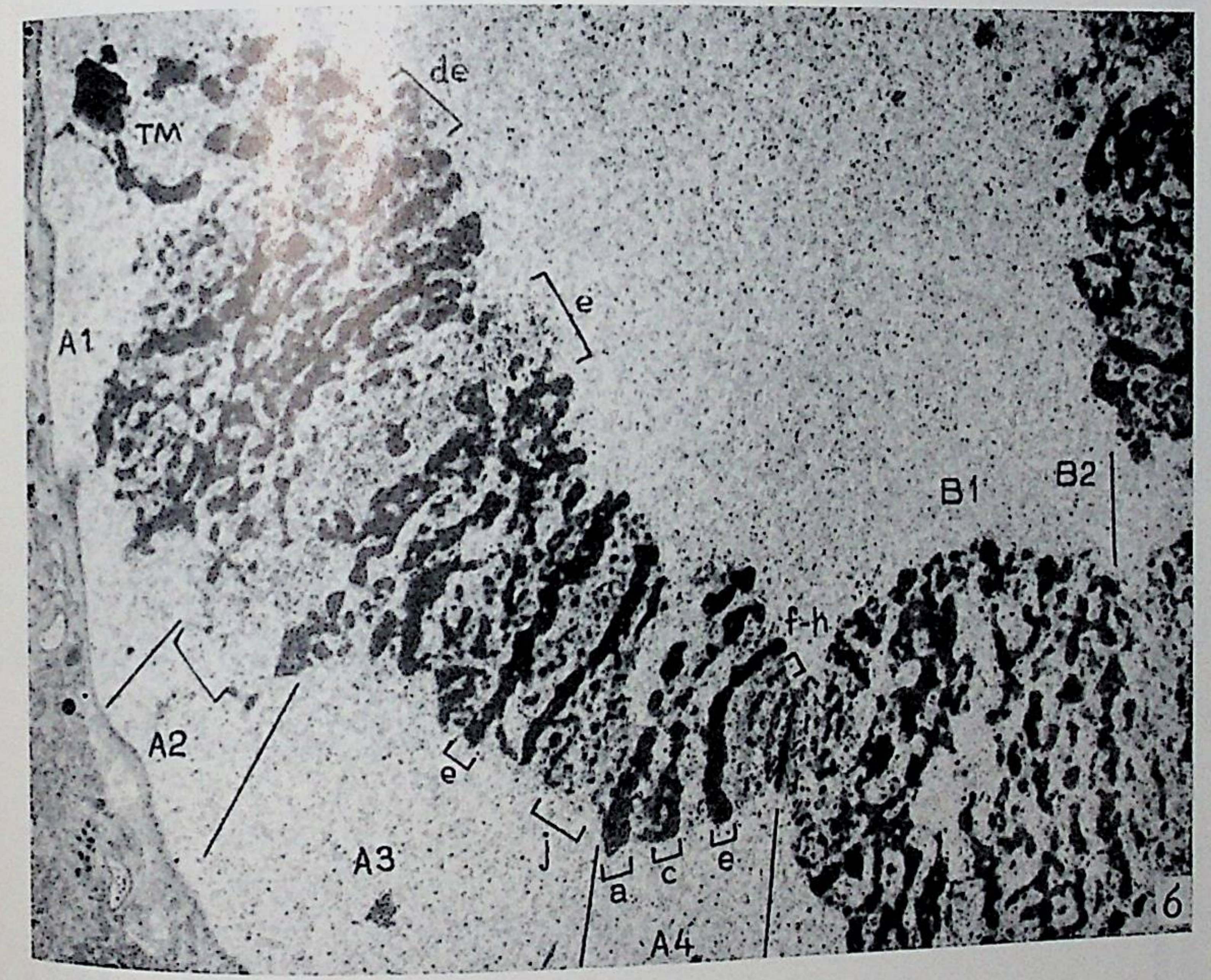
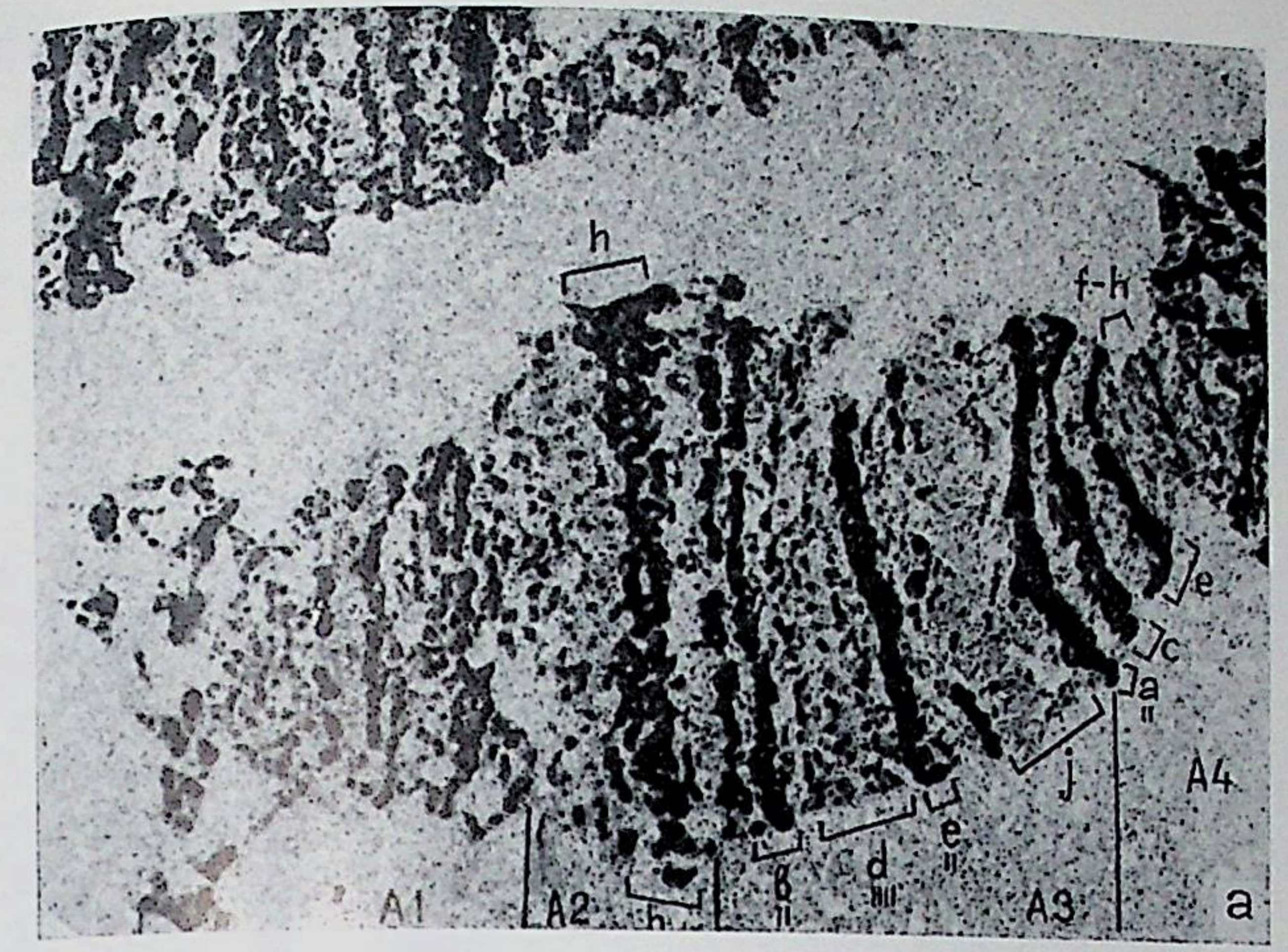


Рис. 2. Область 41—A4 хромосомы I предкуколки (а) и личинки (б).  
Обратить внимание на структуру дисков A4a, c, d, A3d, A4e-h, пuffs A3j и A2e.

К статье Кикнадзе И. И. и Перова Н. А., стр. 23—30



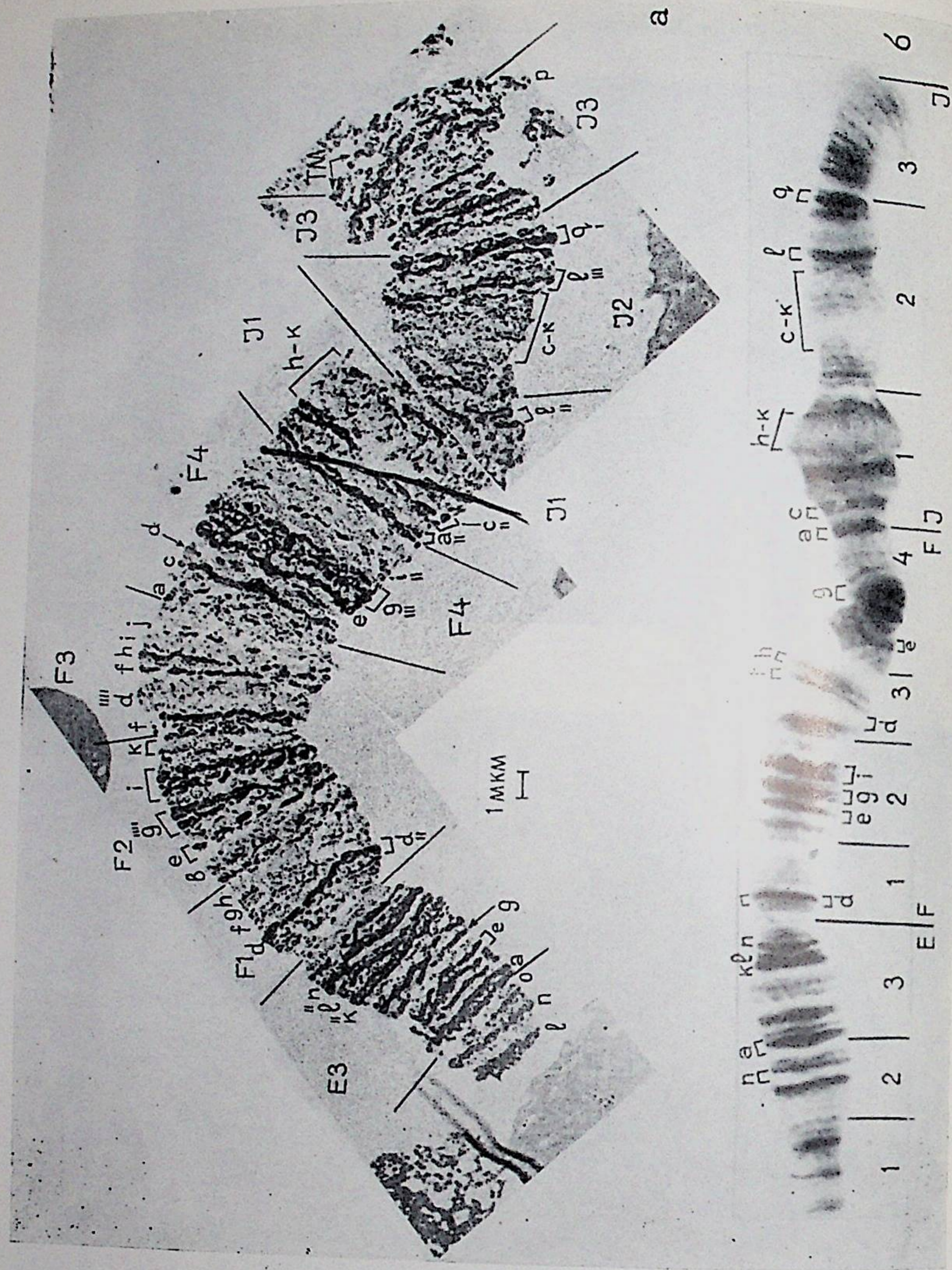


Рис. 3. Электронномикроскопическая (а) и светооптическая (б) фотокарты левого плеча хромосомы I.

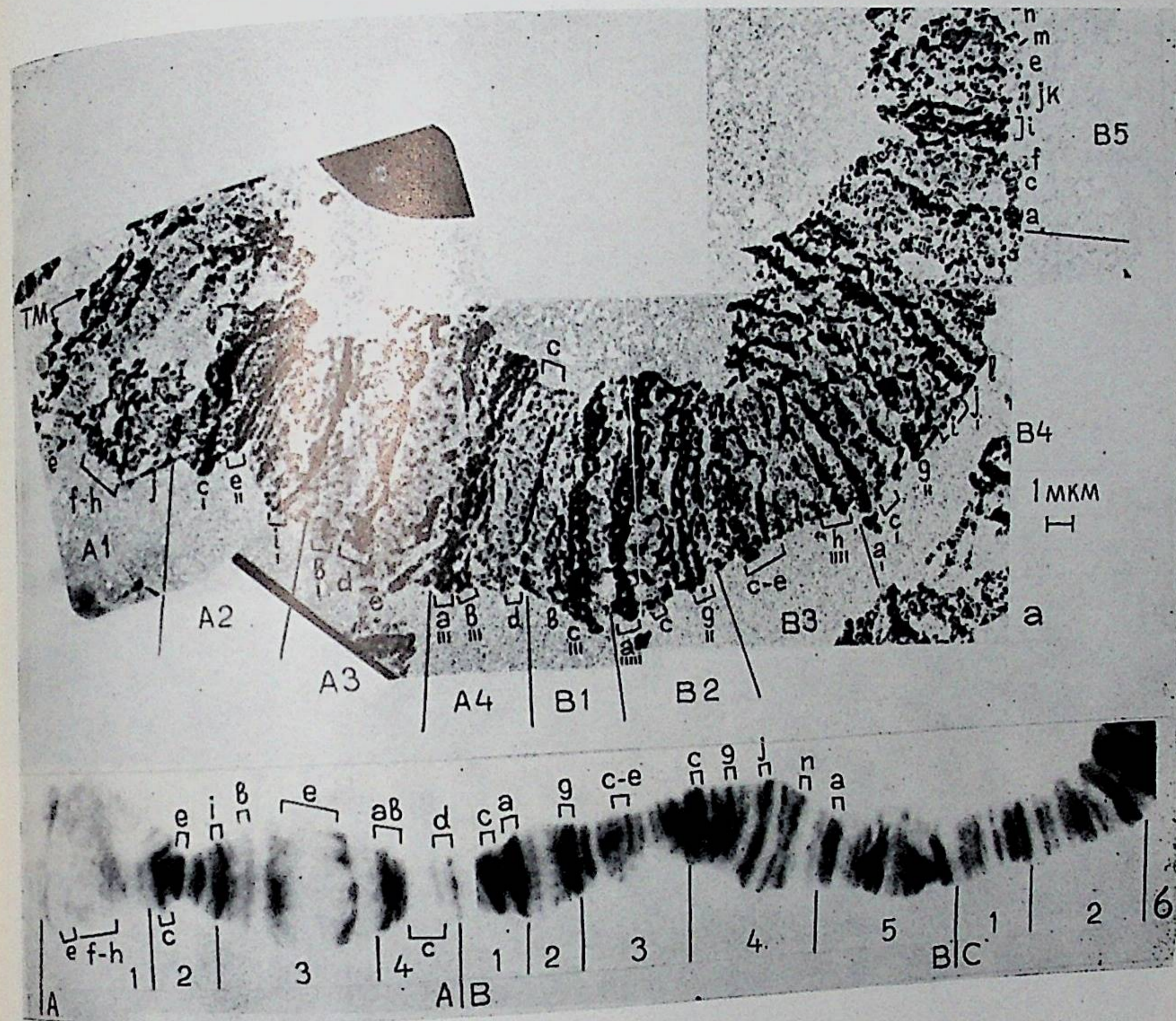


Рис. 4. Электронномикроскопическая (а) и светооптическая (б) фотокарты правого плеча хромосомы II (предкуполка).



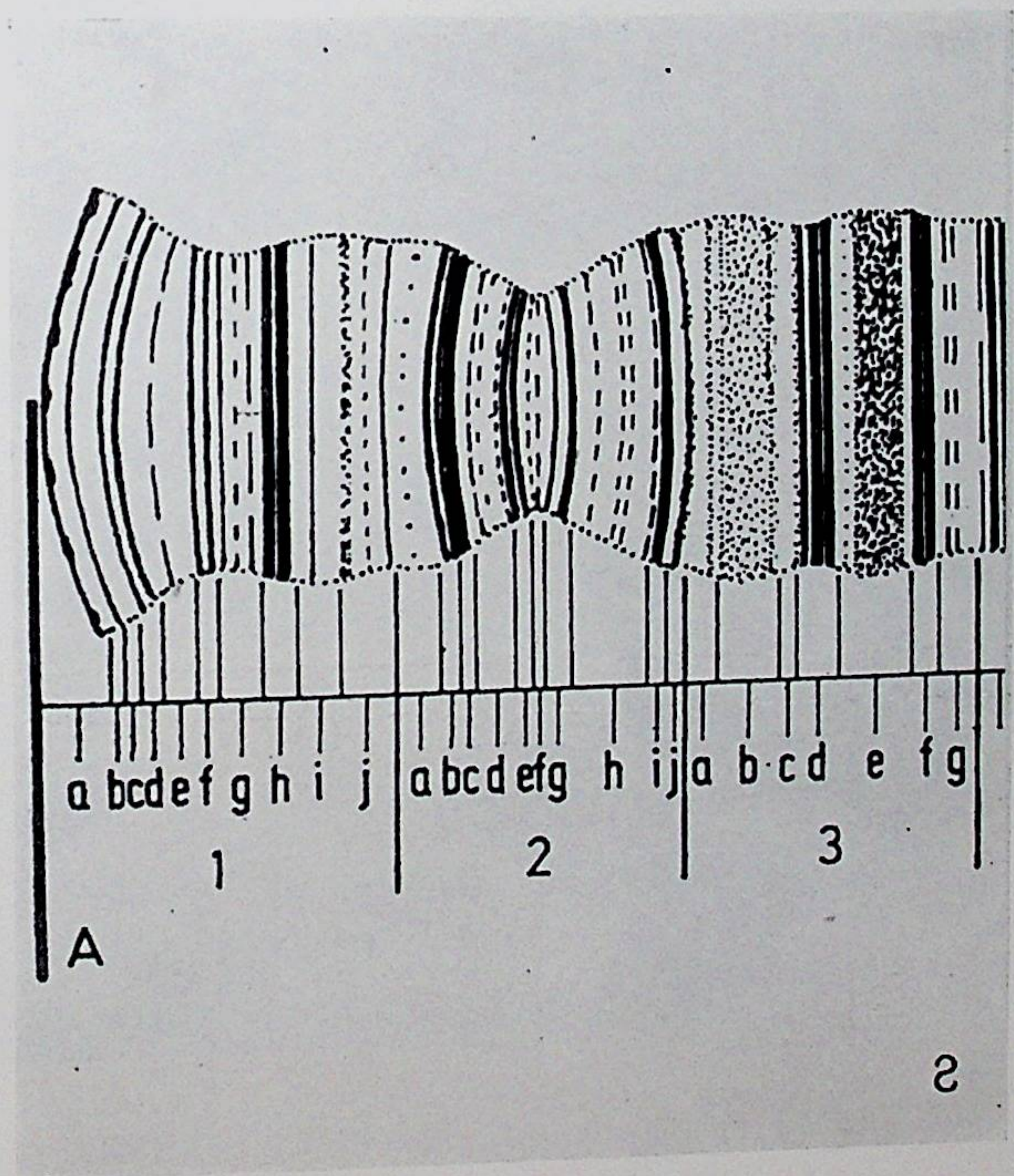
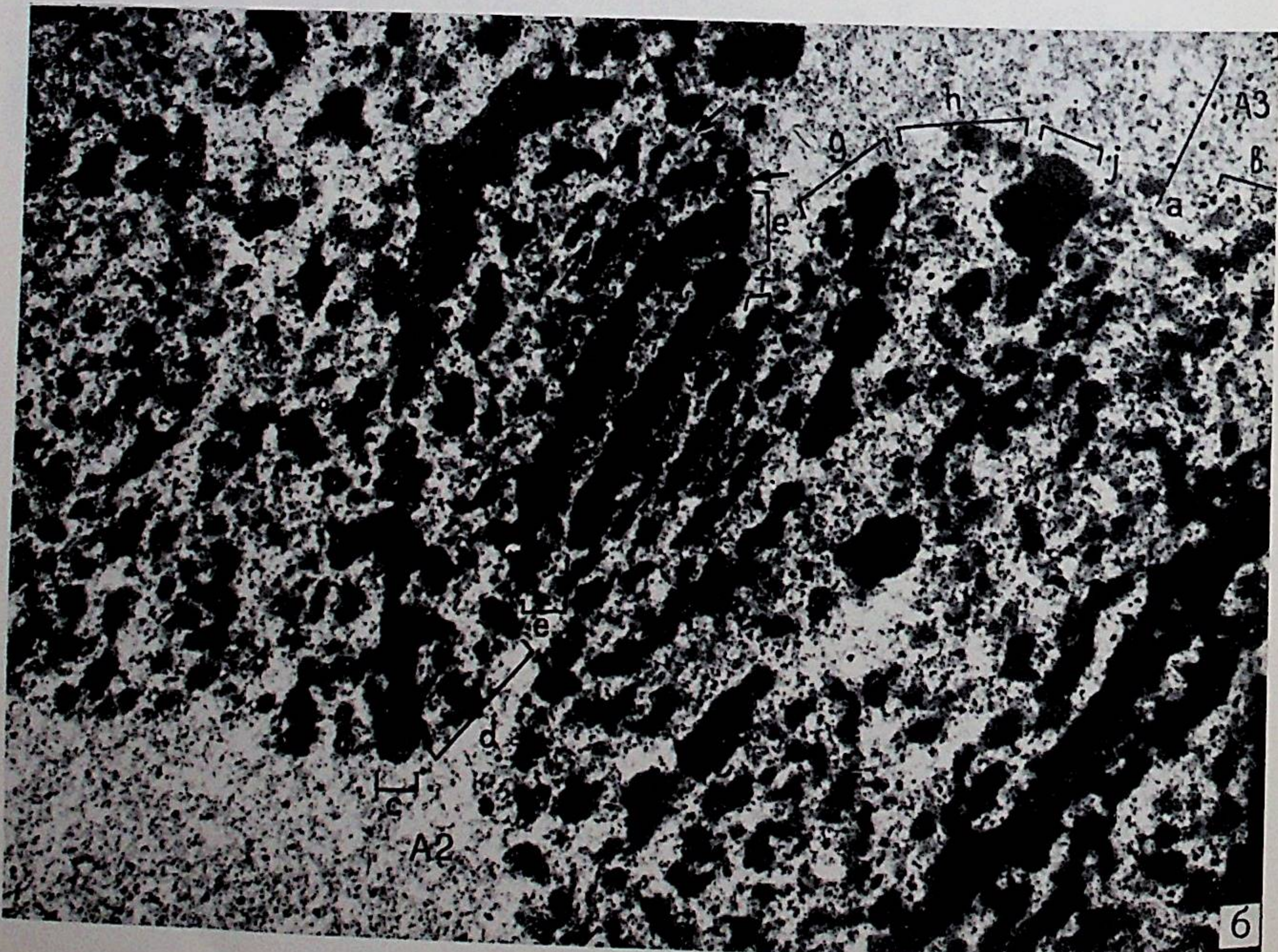
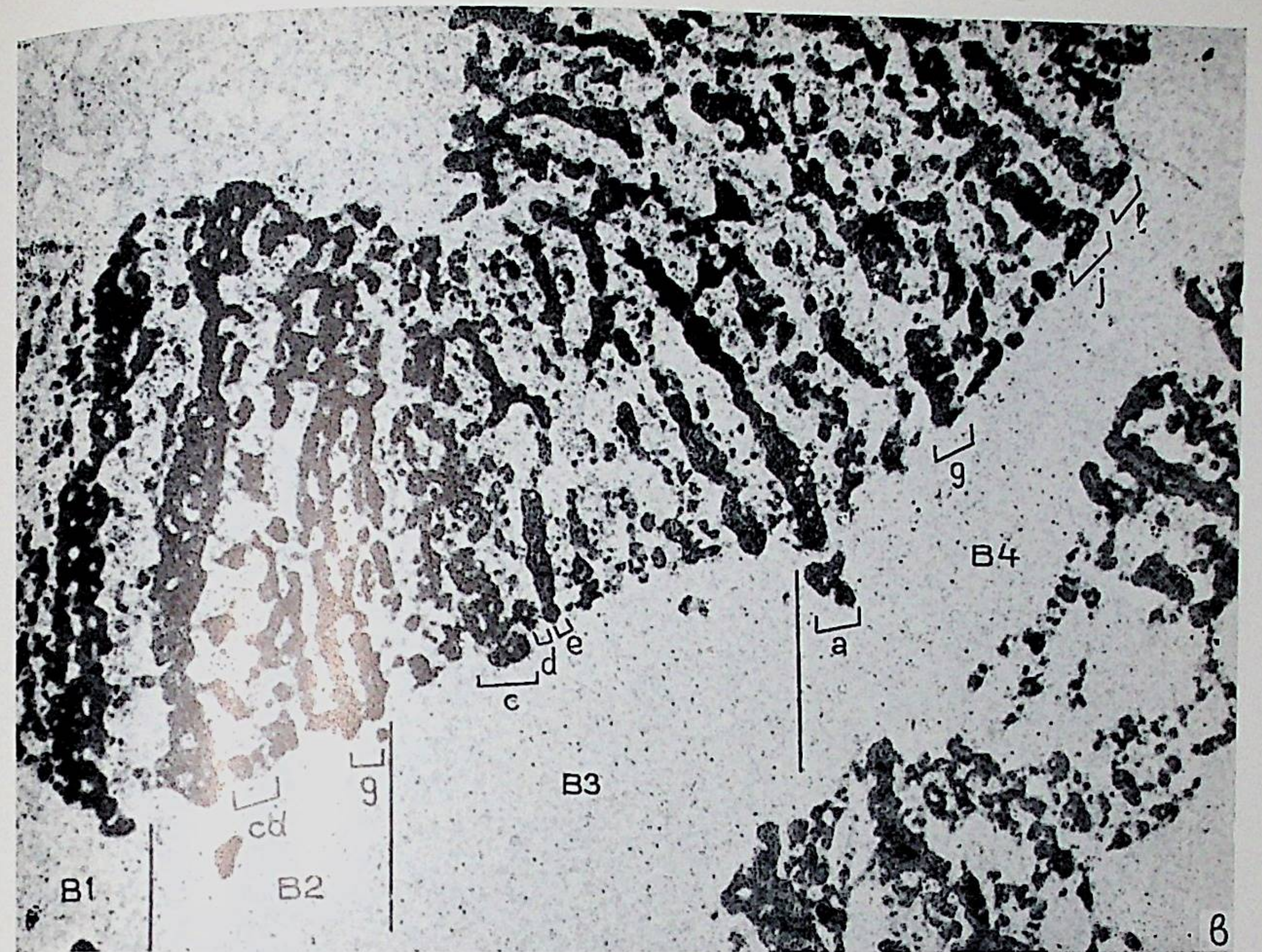
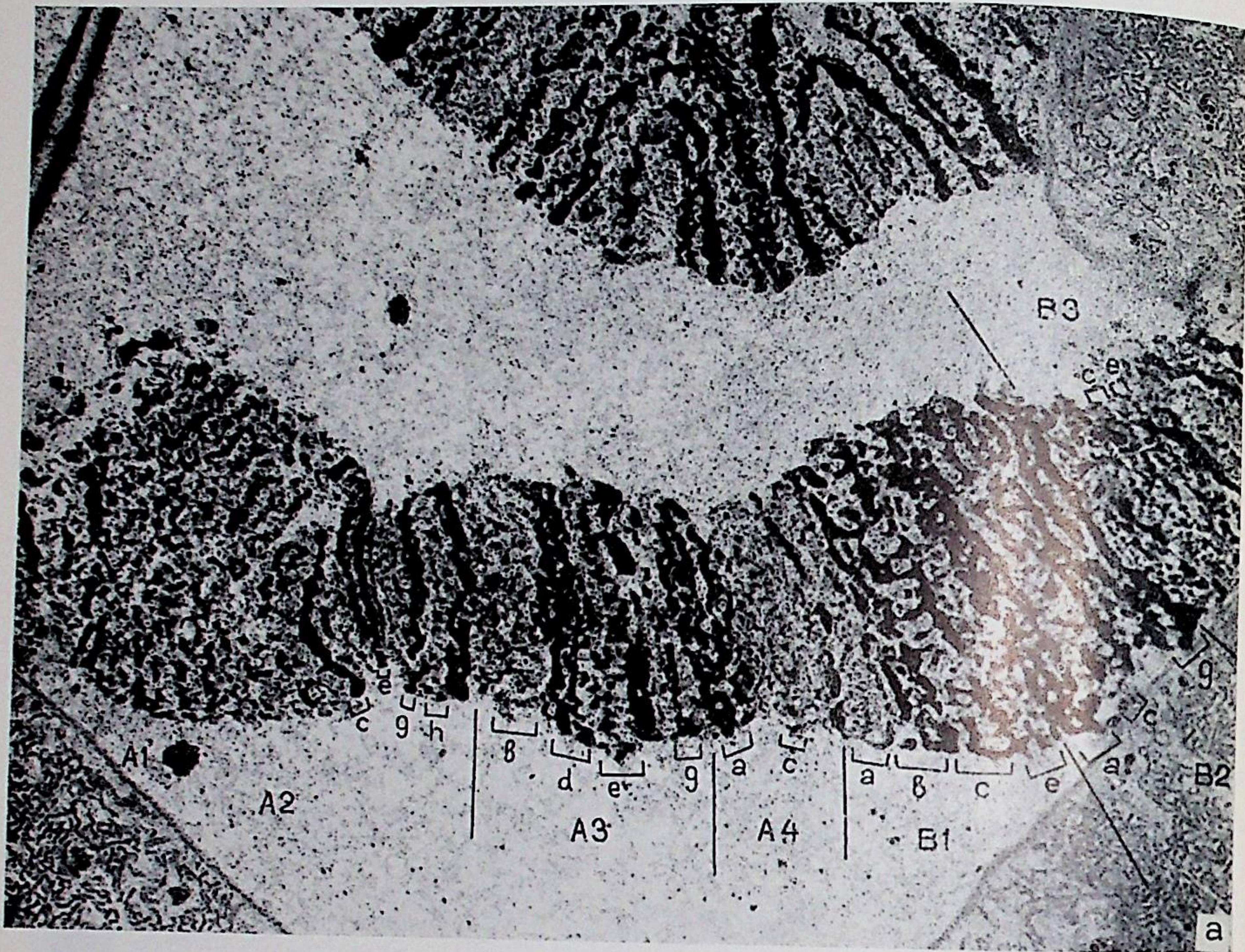


Рис. 5. Электронномикроскопическая (а—в) и светооптическая (г) фотокарты правого плеча хромосомы II личинки,  
 а — электронномикроскопическая фотокарта правого плеча; б — увеличенное изображение области A2c-h с дополнительными точечными дисками (указаны стрелками); в — состояние области B3c-e, где локализованы 5S гены (Bäumlein, Wobus, 1976).



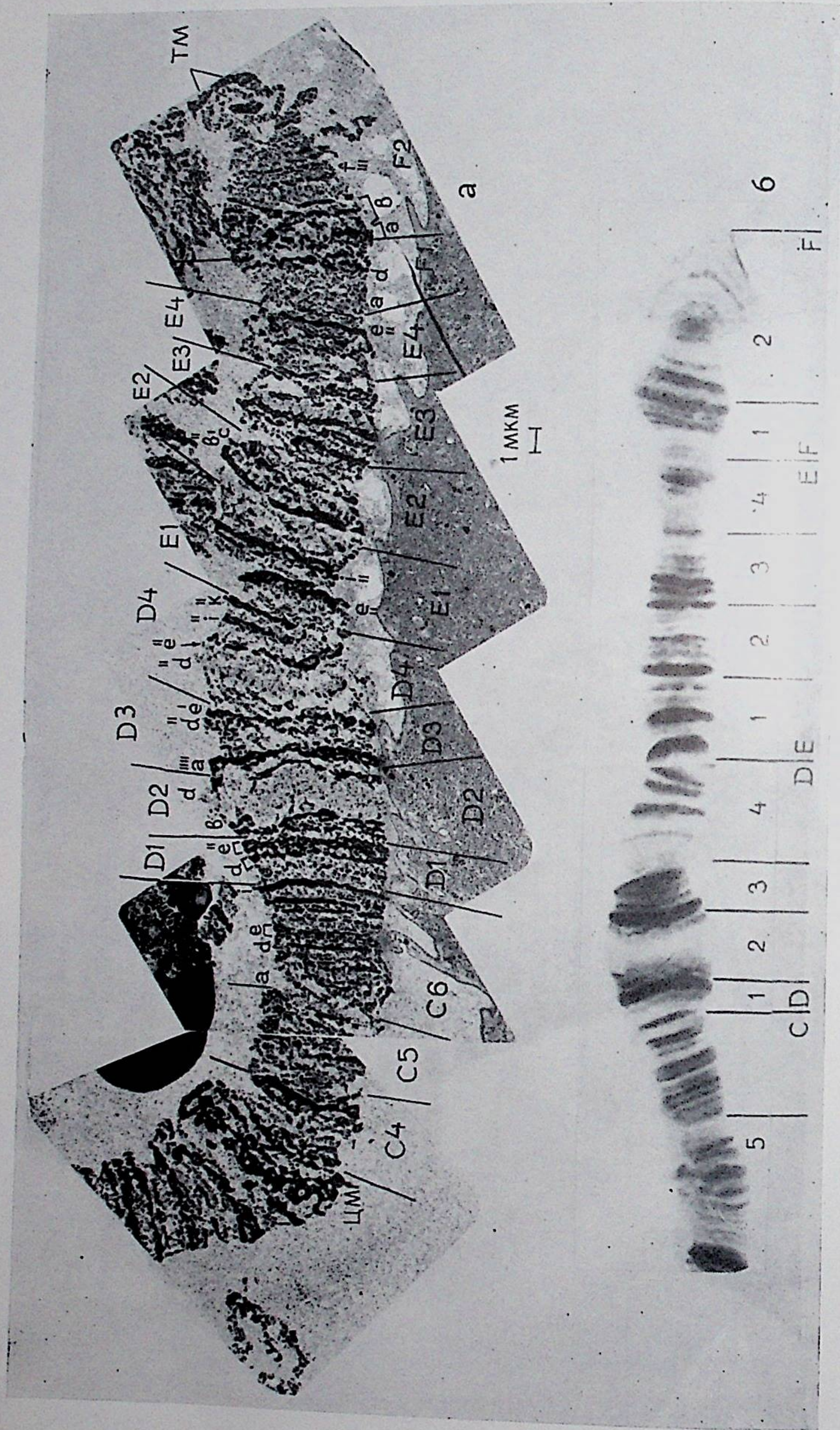


Рис. 6. Электронномикроскопическая (а) и светооптическая (б) фотокарты левого плеча хромосомы II (преддуколка).

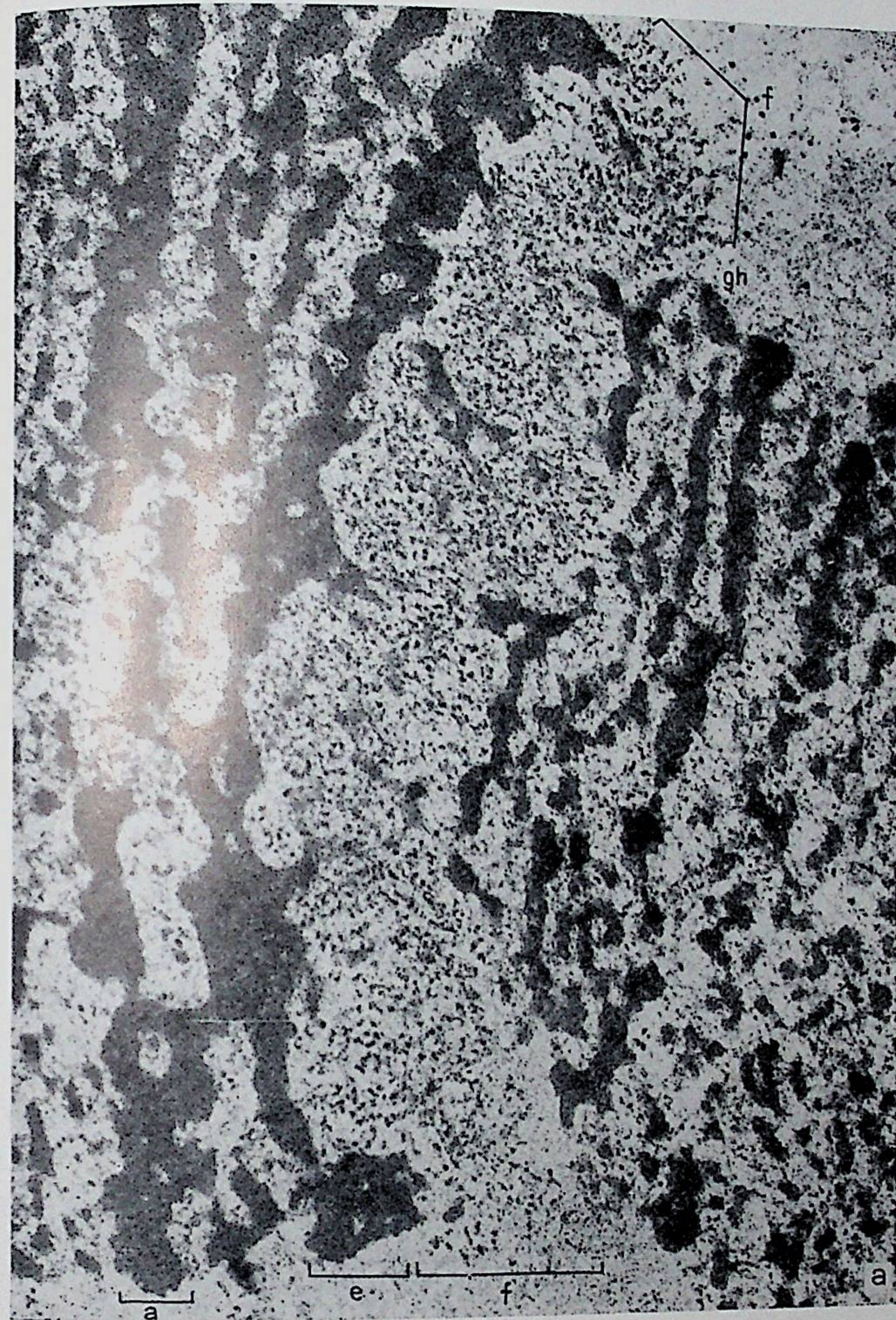






Рис. 7. Ультраструктура пуфа 11-E3f (a) и пуфа 11-E2c (б).





Рис. 8. Электронномикроскопическая фотокарта правого плеча хромосомы III.  
a, б — последовательные участки хромосомы.



Рис. 9. Электронномикроскопическая фотокарта левого плеча хромосомы III.



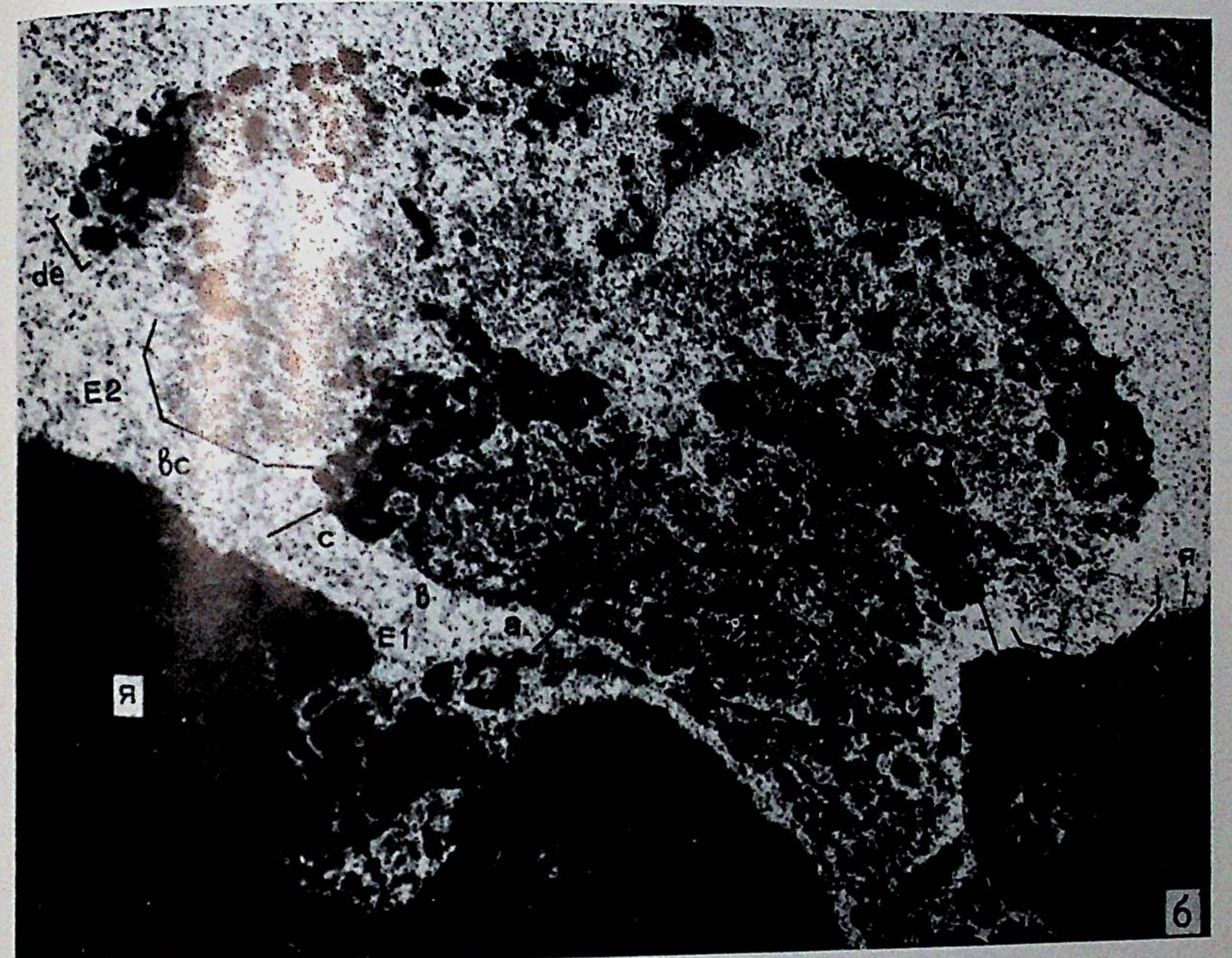


Рис. 10. Ультраструктура хромосомы IV,  
а — ядрышко (Я), ядрышковый организатор (ЯО), кольца Бальбиани (КБ); б — область E1—2.



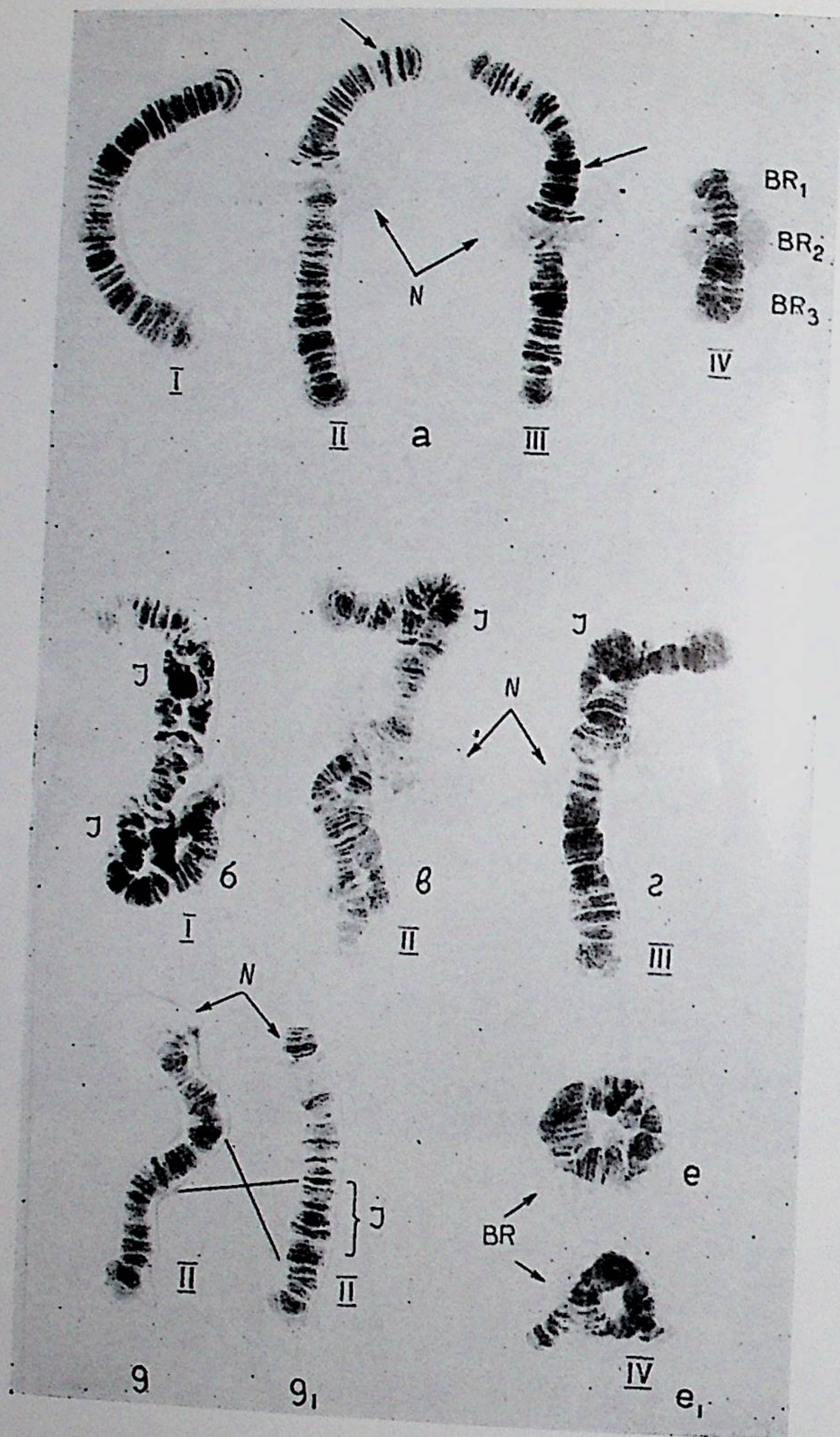


Рис. 1. Политенные хромосомы (I, II, III и IV) и их модификации *Chironomus tentans*.  
 а — гомокарриотип; б, в, г, e, e' — гетерозиготные перестройки в хромосомах I, II, III и IV (соответственно); д, д' — гомозиготная инверсия в хромосоме II.  
 Обозначения: I, II, III, IV — номера политенных хромосом, N — ядрышковая область, КБ — кольцо Бальбиани, I — гомозиготная и гетерозиготные инверсии.



Рис. 2. Карриотипы *Chironomus plumosus* (а) и *Chironomus forma larvalis bathophilus* (б).  
 (Обозначения те же, что на рис. 1.)





Цитологическое определение пола у разных видов мошек.  
 а — гетерозиготная инверсия в хромосоме III у самца *Metasphenia kirjanovae*; б — гетерозиготная инверсия в хромосоме III у самца *Sulcisphenia petrovae*; в — сложная гетерозиготная инверсия в хромосоме I у самца *Austrosimulium tillyardi*; г — две последовательные гетерозиготные инверсии в хромосоме II у самца *Metasphenia ramirensis*; д — гетерозиготная инверсия околядрышкового участка и гетерозиготное состояние ядрышкового организатора в хромосоме I у самца *Metasphenia lobaschovi*; е — гомозиготная (стандартная) последовательность дисков околядрышкового участка хромосомы I у самки *Metasphenia lobaschovi*; ж — интеркалярная гетерозиготная транслокация ядрышкового организатора в хромосоме I у самца *Metasphenia lobaschovi*.

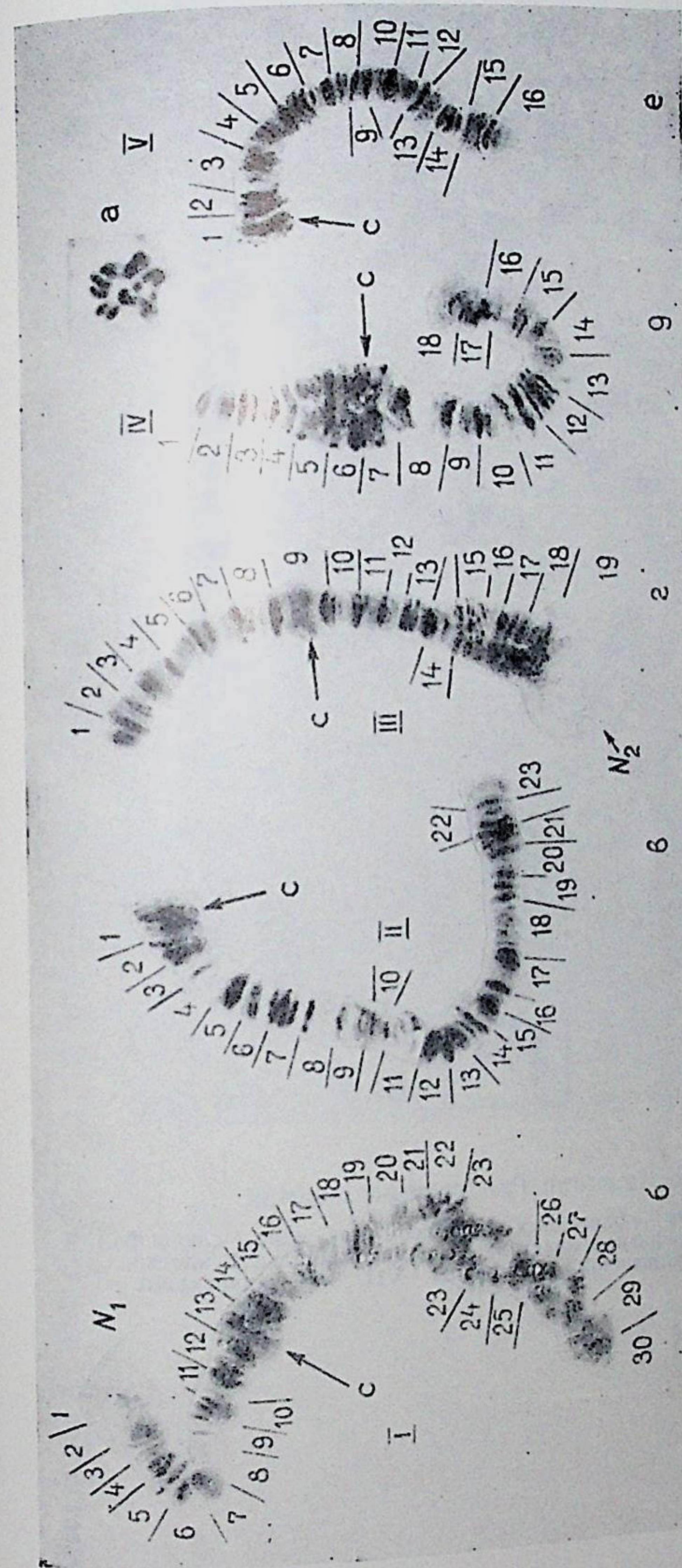


Рис. 1. Картиотип *Anatorpina plimipres*.  
 а — метафазная пластинка сперматогонической клетки, б—е — картированные полнотенные хромосомы I—V. Обозначения: I—V — номера хромосом, С — центромера, N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> — связь хромосомы с ядрышком.



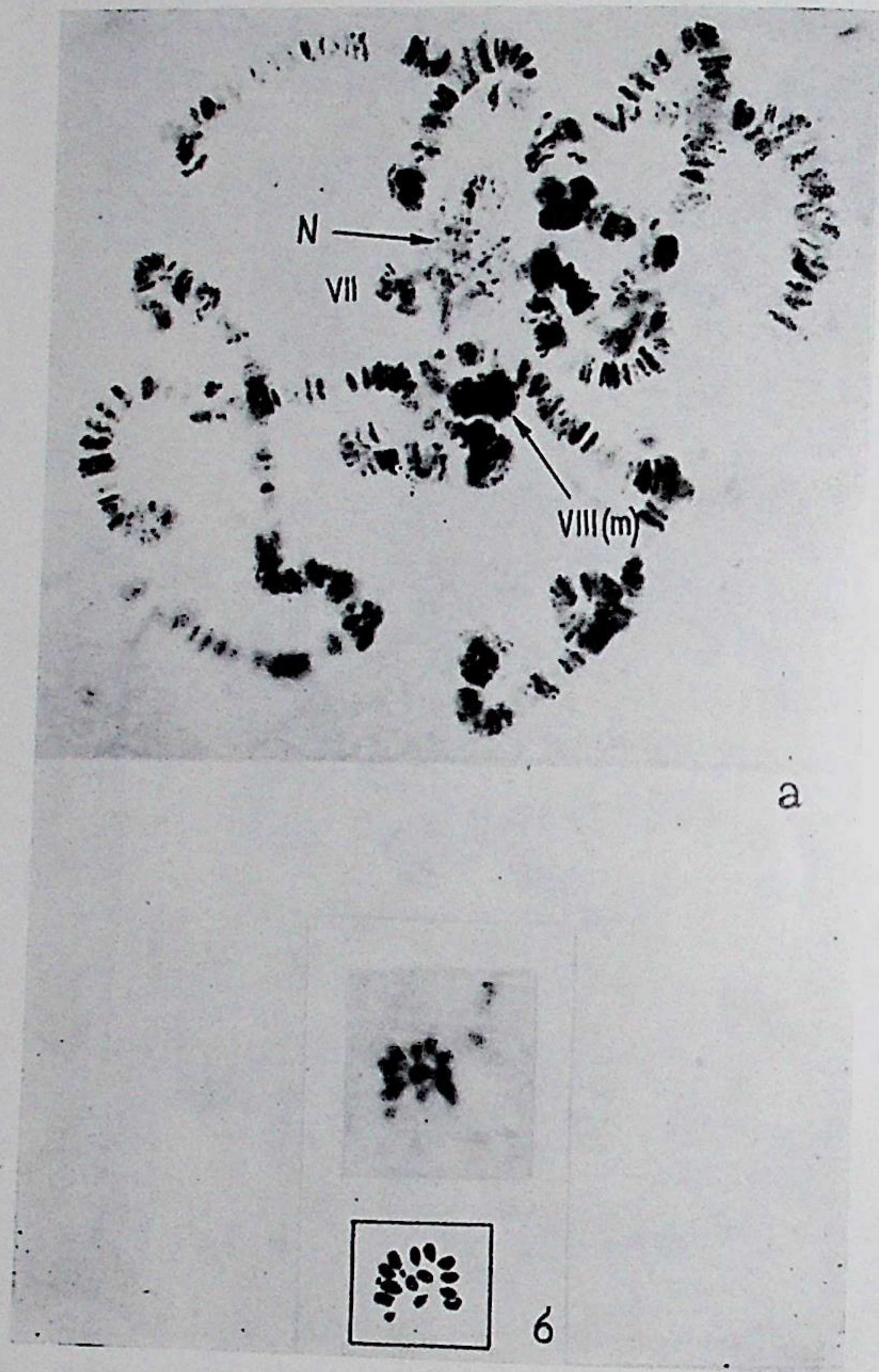


Рис. 2. Картиотип *Psectrotanypus varius*.  
*a* — расположение политенных хромосом в ядре слюнной железы, *б* — метафазная пластинка сперматогонимальной клетки.  
*N* — связь с ядрышком хромосомы VII, *m* — микрохромосома VIII.

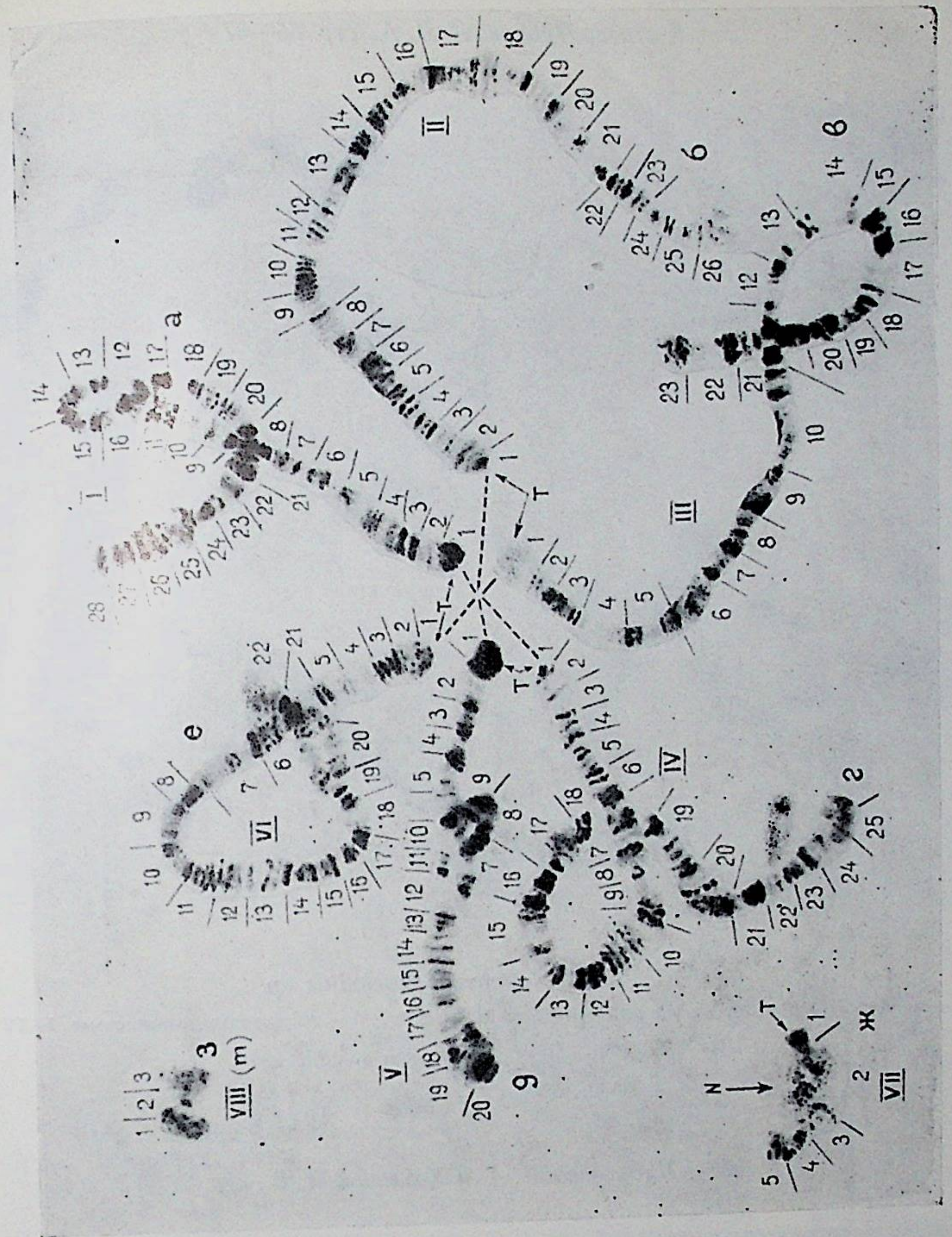


Рис. 3. Картированные политенные хромосомы I—VIII *P. varius* (*a—э*).  
 Обозначения те же, что на рис. 1 и 2. I—VIII номера хромосом, T — теломера.





Рис. 4. Картиотип *Procladius sp.*

а — метафазная пластинка сперматогониальной клетки, б — политенные хромосомы I—IV клетки слюнной железы. Обозначения те же, что на рис. 1.

К статье Чубаревой Л. А. и Козловой Л. В., стр. 68—72



Рис. 2. Клетки из разных отделов слюнной железы при одном увеличении микроскопа.

К статье Чубаревой Л. А. и Козловой Л. В., стр. 68—72

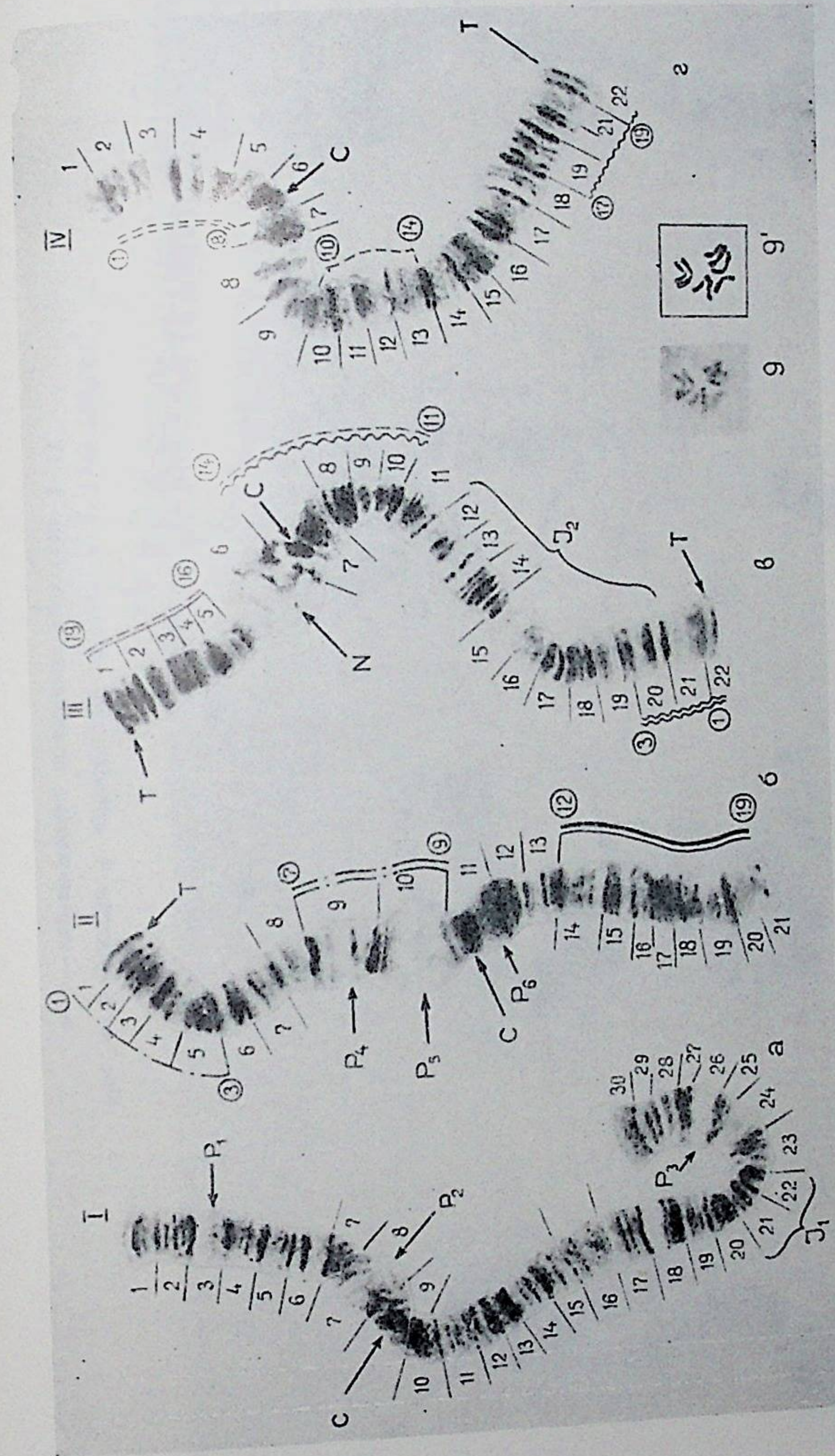


Рис. 3. Картиотип *A. arhidimuza*, ленинградская популяция.

а-2 — картированные политенные хромосомы I—IV;  $\delta$ - $\delta'$  — метафазная пластинка в генеративной ткани. Разным типом штриха выделены участки хромосом, которые по рисунку дисков сходятся с соответствующими участками гомологичных хромосом *Arhidoleles sp.*; цифрами в кружках обозначены границы этих участков хромосом данного вида.  $I_1$ ,  $I_2$  — участки, соответствующие гетерозиготные инверсии в гомологичных хромосомах кариотипов особой ташкентской популяции. I—IV — номера хромосом, N — зона связи хромосомы III с ядрышком, P — пуффы, C — центромеры, T — теломеры.



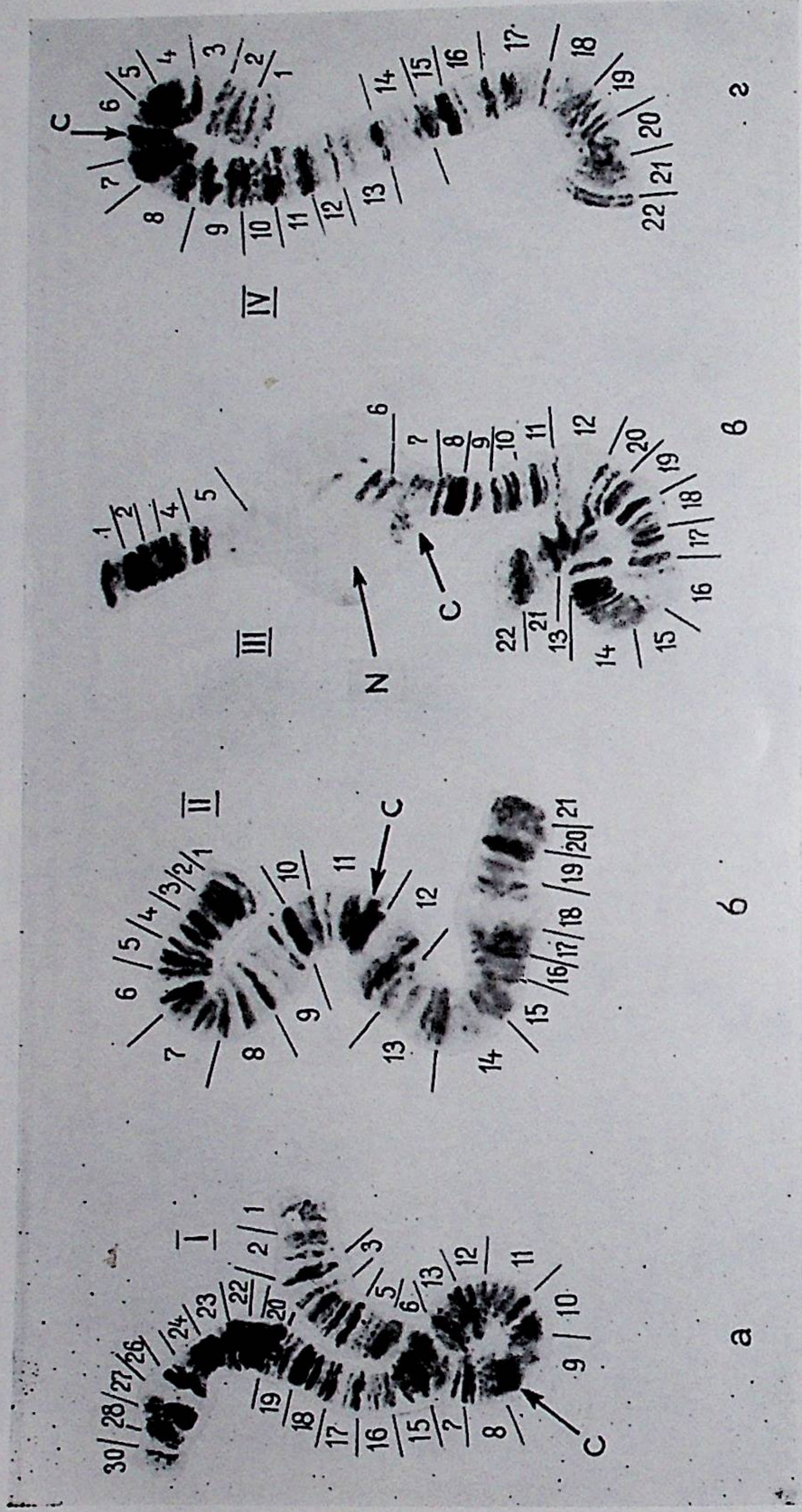


Рис. 4. Карютип *A. arhidyntza*, ташкентская популяция.  
а-г — картированные полигенные хромосомы I—IV.